

Beitrag zur Pterylose von
Melopsittacus undulatus Shaw mit besonderer
Berücksichtigung der Filoplumae

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

ROSE GOLLIEZ
aus Basel

1966

Basel
Buchdruckerei Birkhäuser AG
1968

Beitrag zur Pterylose von
Melopsittacus undulatus Shaw mit besonderer
Berücksichtigung der Filoplumae

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

ROSE GOLLIEZ

aus Basel

Basel
Buchdruckerei Birkhäuser AG
1968

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. PORTMANN und Dr. H. NÜESCH.

Basel, den 20. Dezember 1966

Prof. Dr. W. HABICHT
Dekan



Separatabdruck aus Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft
Band 78, Heft 2, 1967

Beitrag zur Pterylose von *Melopsittacus undulatus* Shaw mit besonderer Berücksichtigung der Filoplumae

Von ROSE GOLLIEZ

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 33 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

Zusammenfassung	316
Summary	316
Einleitung.	317
Material und Technik	317
Terminologie	318
1. Morphologischer Teil	320
1.1 <i>Die Pterylose von Melopsittacus und.</i>	320
1.11 Einführung und Literaturvergleich	320
1.12 Die Embryonalpterylose	321
1.121 Die Ausbreitung der Pennae	321
1.122 Die Ausbreitung der Plumae	325
1.123 Die Ausbreitung der Filoplumae	329
1.13 Die postembryonale Pterylose	335
1.131 Das Auftreten der Plumae und ihrer Filoplumae	336
1.132 Das Auftreten der Pennae und ihrer Filoplumae	337
1.132.1 Flügelflur	337
1.132.2 Schulterflur	340
1.132.3 Schwanzflur	340
1.132.4 Schenkelflur	340
1.132.5 Hintere Rückenflur	341
1.132.6 Vordere Rückenflur	342
1.132.7 Kopfteil	342
1.132.8 Unteraugen- und Kehlteil	343
1.132.9 Unter- und Seitenflur	343
1.2 <i>Die Stellungs- und Symmetrieverhältnisse der Pennae und ihrer Filoplumae</i>	344
1.3 <i>Ergebnisse des morphologischen Teiles</i>	345
2. Histologischer Teil	347
2.1 <i>Gestalt und Genese der Filoplumae und der sie umgebenden Hülle</i>	347
2.11 Spezielle Morphologie der Filoplumae	347
2.12 Die Entwicklung der Filoplumae	349
2.13 Die Differenzierung des die Filoplumae umhüllenden Bindegewebemantels	352
2.2 <i>Die Federn und ihre zugehörigen Herbstschen Körperchen</i>	354
2.21 Die Zuordnung der Herbstschen Körperchen zu den 3 Federfolgen	354
2.22 Bau und Entwicklung der Herbstschen Körperchen	354
2.23 Das von Pennae, Filoplumae und Herbstschen Körperchen gebildete Organsystem und seine Ontogenese	358
2.3 <i>Histochemische Untersuchungen des Mantelgewebes der Filoplumae und der Herbstschen Körperchen</i>	359
2.4 <i>Ergebnisse des histologischen Teiles</i>	362
Literaturverzeichnis	363

ZUSAMMENFASSUNG

Im morphologischen Teil erfolgt die Untersuchung der embryonalen und postembryonalen Pterylose von *Melopsittacus undulatus* Shaw, die folgende Resultate ergibt:

1. Embryo und Altvogel, ob Albino oder normalgefärbtes Tier, besitzen die gleiche Anzahl Pennae.
2. Die 2. und 3. Federfolge, also Plumae und Filoplumae, ist beim Albinovogel stark reduziert, und zwar embryonal wie postembryonal. Dieser Federverlust ist bei Albinos beträchtlich, da sowohl beim normalgefärbten wie beim albinotischen Altvogel nicht mehr alle embryonal angelegten Plumae oder Filoplumae wieder auswachsen.
3. Die postembryonalen Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, die sich an den Federanlagen abspielen, müssen von den embryonalen Bildungsprozessen unterschieden werden. Die Federn wachsen nach dem Schlüpfen nicht mehr in derselben Reihenfolge aus, wie sie embryonal angelegt wurden, sondern können neuen, in Hinsicht auf den Endzustand gerichteten «funktionellen» Wachstumsgesetzen folgen.
4. Durch eine neue Untersuchung der Gesetzmässigkeiten der Anordnungs- und Symmetrieverhältnisse der Pennae und ihrer zugehörigen Filoplumae liess sich das Kopfgebiet in Kehl-, Kopf- und Unteraugenflur gliedern. Die Zusammenfassung in «polytope» Kopfflur ist irreführend.

Im histologischen Teil wird der Bau und die Entwicklung der Filoplumae und des sie umhüllenden Gewebemantels als Ergänzung zu den v. Pfefferschen Arbeiten (1951, 1952) wie auch die Gestalt und Genese der Herbstschen Körperchen besprochen.

1. Gestalt und Länge der die Pennae begleitenden Filoplumae variieren im Gegensatz zu den bei den Plumae stehenden Filoplumae stark.
2. Der Versenkungsprozess der Filoplumae ist nicht wie bei den Pennae und Plumae auf den Schlüpfmoment abgestimmt, erst am 5. pe-Tag wird eine maximale Einsenkungsstufe erreicht.
3. Im distalen Abschnitt des Federfollikels ist zwischen ihm und das umhüllende elastische Fasermaterial ein gallertiger Gewebemantel eingeschoben, dessen Differenzierung erst in der frühen Postembryonalzeit einsetzt. Der betreffende Gallertmantel ist als Teilstück der Fadenfeder zu betrachten.
4. Die Pennae und Filoplumae stehen öfters mit einem oder mehreren Herbstschen Körperchen in Verbindung, während die Plumae keine derartigen Lamellenkörperchen besitzen.
5. Die Herbstschen Körperchen der Filoplumae liegen im Gebiet des Mantelgewebes in dem elastischen Fasernetz, welches die Filoplumae umhüllt, eingebettet, während die die Pennae begleitenden Nervenendkörperchen direkt an deren Balg ansetzen.
6. Die Pennae und ihre zugehörigen Filoplumae bilden mit ihren zugeordneten Herbstschen Körperchen einen Komplex, der mit Hilfe von elastischem Material aufgebaut wird. Der Entwicklungsgang der einzelnen Komponenten ist deutlich aufeinander abgestimmt; das ganze Organsystem scheint im Moment, wo der Jungvogel flügge wird, funktionsbereit zu sein.
7. Bei der histochemischen Untersuchung des die Filoplumae umhüllenden Gewebemantels und des die Nervenendung in ähnlicher Weise umfassenden Lamellensystems der Herbstschen Körperchen zeigte es sich, dass diese beiden Gewebe einen hohen Gehalt an sauren Mucopolysacchariden aufweisen.

SUMMARY

The work in question is subdivided in 2 parts, a morphological and a histological-histochemical one.

In the morphological part the embryonic and postembryonic pterylosis of normal colored and albinotic budgerigars *Melopsittacus undulatus* Shaw was examined.

The histological part resulted in an investigation on structure and development of the filoplumae and the surrounding connective-tissue and the connecting corpuscles of Herbst as supplement to the essay by v. PFEFFER (1951, 1952).

The filoplumae surrounding connective-tissue and the corpuscles of Herbst were studied with the common histological methods as well as with different histochemical techniques.

Furthermore the relationship between the different feathertypes pennae, plumae, filoplumae and the corpuscles of Herbst was discussed.

Einleitung

In der Zoologischen Anstalt der Universität Basel werden seit Jahren vergleichend-morphologische Untersuchungen über das Federkleid der Vögel durchgeführt. So schien es nun auch wünschenswert, die embryonale Pterylose von *Melopsittacus* und. näher zu betrachten, besonders da im Rahmen der übrigen morphologischen Arbeiten schon manche seiner Organe Beachtung gefunden haben. Die vorliegende Studie versucht, eine Darstellung der gesamten Pterylose in der embryonalen wie in der postembryonalen Phase zu geben.

Es zeigte sich, dass das Schicksal der Filoplumae sowie der Plumae im Laufe der Pterylose besonders interessant ist, da nur noch ein Teil der embryonal angelegten Federn dieser beiden Typen nach dem Schlüpfen wieder auswächst. Dieses Phänomen ist bei den albinotischen Tieren besonders ausgeprägt.

Die histologischen Untersuchungen der Filoplumae dienen als Ergänzung und teils auch als Korrektur der Arbeiten von v. PFEFFER (1951, 1952), die sich als einzige mit der Entwicklung und dem Aufbau dieser Strukturen näher beschäftigten.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Dissertation in der Zoologischen Anstalt Basel entstanden ist, für sein Interesse, das er stets meiner Arbeit entgegenbrachte, und für seine wertvolle Kritik herzlich danken. Ausserdem bin ich Herrn Prof. Dr. E. Flückiger und Herrn cand. phil. W. Ruch zu Dank verpflichtet, da ich ohne ihre Unterstützung die fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen nicht hätte durchführen können. Das Bildmaterial wurde mir grosszügigerweise von der Firma Sandoz AG, Basel, zur Verfügung gestellt.

Material und Technik

Das untersuchte Wellensittichmaterial entstammt einer in der Zoologischen Anstalt gehaltenen Population. Durch regelmässige Kontrolle der Nistkästen liess sich das Alter der Eier ziemlich genau bestimmen. *Melopsittacus* brütet vom ersten Ei an, verlässt aber anfänglich den Nistkasten öfters; deshalb wurden nur Embryonen von dritten und folgenden Eiern fixiert. Da die Brutzeit starke Schwankungen aufweist (16–19 Tage), die Altersangaben also nur mit einem gewissen Vorbehalt Gültigkeit haben, dient zur genaueren Bestimmung der einzelnen Stadien die Beschreibung einiger äusserer morphologischen Kennzeichen und die Angabe der Bein- und Flügel-längen. Bei den jüngsten Tieren, deren Extremitäten sich noch im Palettenstadium befanden, wurde jeweils das ganze Glied gemessen. Vom 8. e-Tag an wird die Strecke vom Ellbogen bis zum Handgelenk und von diesem bis zur Flügelspitze als Flügel-länge bezeichnet und Tibiotarsus, Tarsometatarsus wie die mittlere Zehe von ihrem Ansatzpunkt bis zur Krallenspitze als Beinlänge.

Die Altersangaben im postembryonalen Teil sind Durchschnittswerte, die auf 30 bis zur Jugendmauser aufgezogenen Vögeln basieren.

Die fixierten Embryonen wurden in eine Altersreihe geordnet, anhand der sich der Gang der embryonalen Pterylose lückenlos verfolgen liess.

Zur Beschreibung der postembryonalen Pterylose dienten lebende Jungvögel, deren neu auftretende definitive Federanlagen täglich in ein Schema eingetragen wur-

den. Durch den Vergleich dieser Schemata liess sich ein den realen Verhältnissen ziemlich gerecht werdender «Normalvogel» konstruieren.

Zur Fixierung des Materials fand Bouinlösung in der Modifikation Dubosq, das Susagemisch oder 10% Formol, Verwendung. Die Objekte wurden über Methylbenzoat-Benzol in 58°C Paraffin eingebettet. Der Aufenthalt im absoluten Alkohol wurde dabei auf ein Minimum reduziert, da sich sonst die stark verhornten Hautstücke der älteren Tiere nicht mehr schneiden liessen. Die Schnittdicke beträgt im allgemeinen 7–10 μm ; für die Pseudiosocyaninreaktion 4 μm .

Zur allgemeinen histologischen Übersicht dienten folgende Färbungen: Hämaun-Benzopurpurin nach Mayer, Azan nach Heidenhain und Hämatoxylin-Pikrinsäure-Thiazinrot nach v. Gieson.

Gute Resultate für die Identifizierung der elastischen Fasern ergab die Resorcin-Gentianaviolett-Azocarmin-Naphtolgrünkombination, während Verhoeff's elastic stain nicht genügt.

Für die histochemischen Belange fanden folgende Methoden Verwendung: die Alcianblau-Neutralrot- oder Chlorantine-Fast-Red-Färbung, die Eisenbindungsreaktion nach Hale in der Modifikation Müller, die PAS-Technik nach Hotchkiss, die Toluidinblaufärbung nach Kramer und Windrum und schliesslich die N,N'-Diäthylpseudoisocyaninchlorid-Reaktion nach Sterba. Bei der zuletzt genannten Methode bleibt noch festzuhalten, dass, im Hinblick auf die bereits im Nativzustand des untersuchten Substrates vorhandenen stark sauren Gruppen im geforderten minimalen Abstand, auf die Oxydation der Schnitte verzichtet wurde. Diese wurden nach dem Entparaffinieren für 1–3 Minuten direkt in die N,N'-Diäthylpseudoisocyaninchlorid-Lösung (14,5 mg ad 100 ml aq dest. = $4 \cdot 10^{-4}$ Mol/l) gebracht, anschliessend mit Ammoniakwasser (2 Tropfen NH_3 ad 100 ml H_2O) eingedeckt und fluoreszenzmikroskopisch ausgewertet.

Die Streuung wurde berechnet nach der Formel

$$S = \sqrt{\frac{\sum (\bar{x} - x_i)^2}{n-1}},$$

wobei S Streuung, $\bar{x}$ Mittelwert, x_1 Einzelwert, n Anzahl Werte bedeuten.

Terminologie

Bei *Melopsittacus* erschien es zweckmässig, an den von NITZSCH (1840) eingeführten Flur-Rain-Bezeichnungen festzuhalten, da die einzelnen Fluren schon bei den frühesten Embryonalstadien klar abgegrenzt sind. Als Federflur = *Pteryla* wird ein von Konturfedern bedeckter Hautbezirk bezeichnet, als Rain = *Apteryum* eine konturfedernlose Hautregion.

Die ersten in einer Flur auftretenden Anlagen werden mit BURCKHARDT (1954) *primordiale Anlagereihen* genannt. Kopf- und Flügelflur, die aus mehreren primordialen Anlagereihen entstehen, sind *polytope* Fluren; alle anderen sind *monotop*, d. h. aus einer primordialen Anlagereihe hervorgegangen (BURCKHARDT 1954). In topographischer Sicht lassen sich folgende Fluren unterscheiden (Abb. 1): hintere und vordere Rückenflur, Schwanzflur; die paarigen Oberschenkel-, Unterschenkel- und Schulterfluren wie die Unter- und Seitenflur; die Flügelflur und die Kopflur, welche sich in drei Abschnitte gliedert: einen Kopfteil und je zwei Unteraugen- und Kehlteile.

Die Grenzen zwischen diesen Abschnitten treten nur vorübergehend im Laufe der Pterylose auf, später sind sie noch auf Grund der verschiedenen Federstellungen zu erkennen.

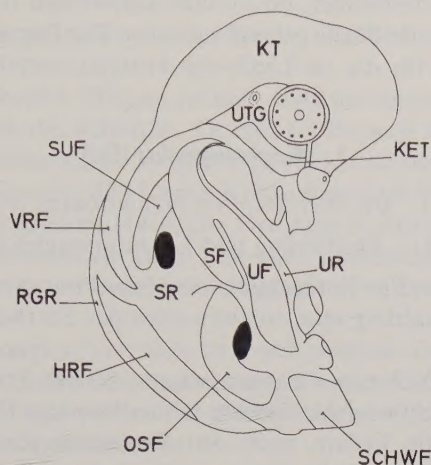


Abb. 1. Verteilung der Fluren und Raine bei *Melopsittacus*, Schema. HRF Hintere Rückenflur, VRF vordere Rückenflur, OSF Oberschenkelflur, SCHWF Schwanzflur, UF Unterflur, SF Seitenflur, SUF Schulterflur, KT Kopfteil, UTG Unteraugenteil, KET Kehlteil, RGR Rückgratrain, UR Unter-rain, SR Seitenrain.

Für die nomenklatorische Hervorhebung der einzelnen Flügelfedern findet das Schema eines diastataxischen Vogelflügels von STEINER (1918) Verwendung (Abb. 2); die Pennae der Flügelunterseite werden zusätzlich mit inf. = inferiores bezeichnet. Die von GERBER (1939) eingeführten Begriffe *erste*, *zweite* und *dritte Federfolge* kennzeichnen das beim Embryo in drei Phasen ablaufende Auftreten der *Pennae*, *Plumae* und *Filoplumae*.

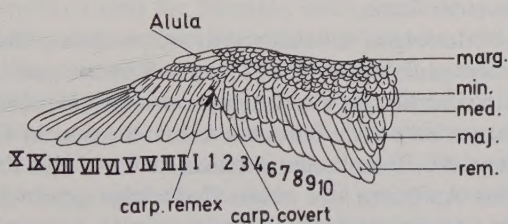


Abb. 2. Schema eines diastataxischen Vogelflügels nach STEINER (1918). rem. Remiges, maj. Tectrices majores, med. Tectr. mediae, min. Tectr. minores, marg. Marginales, carp. remex «carpal remex», carp. covert «carpal covert».

Auch die verschiedenen Entwicklungsstadien der embryonalen Federanlage werden nach GERBER (1939) *frühes* oder *spätes Höcker-*, *Papillen-* oder *Fadenstadium* genannt. Eine gewisse Schwierigkeit ergibt sich dabei, da in der vorgerückten Embryonalzeit die Federanlagen wohl noch an Grösse zunehmen, aber bereits ein-

gesenkt werden, so dass sich die verschiedenen Stadien nicht immer klar definieren lassen.

Als *Praepennae*, *Praeplumae* und *Praefiloplumae* werden generell alle Federanlagen der Embryonalperiode bezeichnet, ob sie nun auswachsen oder gegen den Schlüpfmoment unter die Hautoberfläche gebracht werden. Die Begriffe *Pennae*, *Plumae* und *Filoplumae* finden nur für die im Laufe der Postembryonalzeit erscheinenden Anlagen Verwendung.

1. Morphologischer Teil

1.1 *Die Pterylose von Melopsittacus und.*

1.11 Einführung und Literaturvergleich

Die Beschreibung des Pteryloseganges von *Melopsittacus* soll nicht nur eine Schilderung der Gefiedergestaltung sein, sondern auch der Erarbeitung folgender Fragen dienen.

a) Da der *Wellensittich* zum Ontogenesetypus 6 nach PORTMANN (1935) gehört, also ein beim Schlüpfen blinder Nesthocker mit reduziertem Dunenkleid ist, stellt sich die Frage: Wachsen die Federn nach den Erscheinungen des Schlüpfmomentes postembryonal in derselben Reihenfolge aus, wie sie embryonal angelegt wurden, oder folgen sie dabei neuen Richtlinien? BURCKHARDT (1954) bemerkt: «...dass anscheinend das definitive Federkleid nicht unbedingt in den primordialen Anlagenreihen zuerst spriest... Diese verschiedenen Wachstumsgesetze sind schwer zu verstehen.» KOECKE und KUHN (1962) weisen nur darauf hin, dass die embryonale Pterylose, welche diejenigen Prozesse, die zur Bildung der Federanlagen und ihrer regionalen Anordnung im Integument führen und die darauffolgenden Wachstums- und Differenzierungsvorgänge umfassen, von der postembryonalen Pterylose, welche nur Vorgänge erfasst, die sich an den bereits vorhandenen Federanlagen abspielen, unterschieden werden muss. Es soll nun gezeigt werden, dass im Unterschied zum embryonalen Auftreten der Federanlagen, das noch heute unbekannten Gesetzen folgt, das postembryonale Wachstum, wenigstens zum Teil, als «funktionelles» Wachstum gedeutet werden kann.

b) Können die 3 Federfolgen nebeneinander auswachsen, und unterscheidet sich der Embryo dabei vom geschlüpften Tier? Nach KOECKE und KUHN (1962) muss beim Embryo jeweils in einer bestimmten Integumentregion eine Differenzierungsphase abgeschlossen sein, bevor eine neue eintreten kann. So sind in einer Flur alle *Praepennae* angelegt, bevor die *Praeplumae* erscheinen usw.; die Folgen wachsen also nacheinander aus. Das Auftreten der neuen Federfolge geschieht unabhängig vom Entwicklungsgrad der vorangegangenen Anlagen.

Beim geschlüpften Tier besteht zwar auch eine gewisse Gesamtsteuerung dieser Vorgänge innerhalb einer bestimmten Region, doch jeder einzelne Federfollikel besitzt eine gewisse Eigensteuerung, die ihm auch im Bedarfsfall ein Regenerat ermöglicht. Dies wird schon dadurch sichtbar, dass alle 3 Folgen gleichzeitig nebeneinander auszuwachsen vermögen; Fadenfedern können sogar vor ihren Stammfedern erscheinen. Dieser letztere Befund, der auch von KUHN und HESSE (1957) bei verschiedenen Haustaubenrassen gemacht wurde, steht im Gegensatz zu den Angaben von v. PFEFFER (1952), nach der ebenfalls bei der *Haustaube*, alle Faden-

federn erst 6 Tage nach dem Erscheinen der zugehörigen Penna auftreten. Auch hier müssen also wieder die embryonalen Bildungsprozesse von der postembryonalen Wachstumsphase (wie es KOECKE und KUHN 1962 bei der *Ente* tun) unterschieden werden.

c) Finden sich beim postembryonalen Tier in allen 3 Folgen gleich viele Federn wie beim Embryo?

Noch HEINROTH schreibt 1931, es sei klar, dass der unerwachsene Jungvogel viel weniger Federn trage als das Adulttier. GERBER (1939) zeigt für die *Alectoromorphae*, dass sich die Gesamtzahlen aller 3 Folgen embryonal und postembryonal weitgehend entsprechen. HOLMES kommt 1935 für die Konturfedernzahl von *Gallus* zum gleichen Schluss, wie auch BURCKHARDT (1954) für *Pica pica*. KUHN und HESSE (1957) weisen sogar nach, dass Tiere innerhalb einer Art, aber verschiedener Rasse, die sich u.a. auch in der Körpergrösse unterscheiden, die gleiche Federzahl in den verschiedenen Fluren aufweisen.

Für *Melopsittacus* zeigt es sich nun, dass sich zwar die Zahlen der Pennae in den beiden Entwicklungsperioden mehr oder weniger entsprechen; doch werden bei der 2. und speziell der 3. Folge embryonal deutlich mehr Anlagen gebildet, als später jemals wieder zum Vorschein kommen.

d) Entspricht die Federzahl des Normaltieres embryonal und postembryonal in allen 3 Folgen der eines Albinos?

Auch hier stimmt die Pennaezahl praktisch überein, während der Albino embryonal und postembryonal bedeutend weniger Plumae und Filoplumae besitzt als das entsprechende normal gefärbte Tier.

1.12 Die Embryonalpterylose

Die Ausbreitung jeder einzelnen Federfolge im Laufe der Pterylose wird als Ganzes geschlossen betrachtet. Zusätzlich erfolgt eine weitere Gliederung des Stoffes nach Embryonaltagen.

1.121 Die Ausbreitung der Pennae

Beim 6tägigen Embryo sind die Somiten noch deutlich ausgeprägt, die Blase des Mittelhirns tritt kräftig hervor, die Extremitäten befinden sich im frühen Palettenstadium, die Flügellänge beträgt 2 mm, die Beinlänge 2,1 mm.

Nach BURCKHARDT (1954) sind bereits an diesem Tag Federanlagen in der Schulterflur zu sehen. Diese Angaben können nach Überprüfung mehrerer Embryonen nicht bestätigt werden; die ersten Anlagen treten am 7. Embryontag auf.

Beim 7tägigen Embryo sind die Somiten nur mehr schwach sichtbar, die Nickhautanlage tritt im nasalen Augenwinkel auf, die Extremitäten befinden sich im späten Palettenstadium, die Finger sind schon abgegrenzt. Flügellänge: 3,5 mm, Beinlänge: 3,7 mm.

Je eine Anlageleiste erscheint in der Schulterflur, der Oberschenkelflur und dem Gebiet der späteren Steuerfedern. Ausserdem zeigen einige Tiere die ersten 2 freien Anlagen, die sich ungefähr im frühen Höckerstadium befinden, am distalen Rand der Oberschenkelflur.

Beim 8tägigen Embryo wölbt sich das Mittelhirnbläschen immer noch kräftig vor, die Somiten sind nicht mehr erkennbar. 6–7 Skleralpapillen sind vorhanden, die

Nickhaut ist etwas weiter vorgewachsen; die Gliederung der Extremitäten ist sehr ausgeprägt, besonders stark tritt der Daumen hervor. Flügellänge: 4,2 mm, Beinlänge: 4,8 mm.

Auf dem Oberschenkel haben sich bis zu 4 dorsoventral verlaufende Reihen kleiner Höckerchen gebildet; auch in der Schulter- und der Schwanzflur sind nun individualisierte Anlagen zu sehen. Neue Praepennae, die alle im frühen Höckerstadium sind, finden sich im distalen Teil der Unter- und der Seitenflur (letztere noch mit einer Anlagenleiste in ihrem rostralen Teil), ferner im Kehlteil und in der hinteren und vorderen Rückenflur. Die primordiale Anlagenreihe der vorderen Rückenflur geht in den Kopfteil über, wobei sie sich in je 2–4 Praepennareihen aufspaltet. Wie oben gesagt, sind bei diesem Stadium die Somiten nicht mehr sichtbar, so dass in der Spinalflur eine Zugehörigkeit der Anlagen zu den darunterliegenden Myotomen, wie sie KOECKE und KUHN (1962) bei *Anas boschas dom.* und SENDEL und KIENY (1963) bei *Gallus* nachgewiesen haben, nicht deutlich erkennbar ist. Bei anderen Fluren, wie denen der Extremitäten, lassen sich sowieso keine solchen direkten Beziehungen der Anlagenbildung zu den Somiten nachweisen. Auf einen Klärungsversuch dieses Problems muss aber in dieser Arbeit verzichtet werden.



Abb. 3. 8–9tägiger Embryo. Zeichenerklärung zu den Abb. 3–5, 7–12, 14: ● Praepennae, ○ Praeplumae, • Praefiloplumae, ∪ völlig eingesenkte Praepennae.

Am gleichen Tag entstehen die ersten Anlagen auf den Extremitäten, nämlich dem Flügel, wo im Handgelenk 2–5 helle Pünktchen die späteren Konturfedern repräsentieren (Abb. 3).

Beim Embryo vom frühen 9. Tag sind alle 12 Skleralpapillen zu sehen, die Wimpern treten als kleine Höckerchen auf, die Zehen sind frei, Finger III des Flügels tritt noch deutlich hervor. Flügellänge: 5,4 mm, Beinlänge: 6,1 mm.

In folgenden Fluren ist jetzt die volle Zahl der Konturfedern, die sich ausnahmslos im frühen Höckerstadium befinden, gebildet: Oberschenkel, hinterer und vorderer Rücken, Schulterflur und Seitenflur. Auf dem Unteraugenteil und dem Unterschenkel

sind die ersten Höckerchen aufgetreten, nur die Flügelinnenseite bleibt noch ohne Anlagen.

An diesem Tag sind auch 2 Federchen, die auf der Flügeloberseite im Handgelenk liegen, zum erstenmal zu sehen. DEGEN (1894) nannte das untere «carpal remex» und das darüberliegende, meist stärker ausgeprägte, «carpal covert». Er wies nach, dass das erstere eine äusserst reduzierte, ursprüngliche 1. Armschwinge und das letztere, distal davon inserierende, ihre grosse Deckfeder sei. STEINER (1918) verneint das Vorkommen des «carpal remex» beim *Wellensittich*: «Bei den Psittaci zeigt der «carpal remex» alle Übergänge bis zur vollkommenen Reduktion... bei *Melopsittacus* fehlte er vollkommen. Dagegen ist seine Deckfeder überall sehr gut entwickelt und bewirkt nicht bloss die Reduktion der ersten 2–4 Med., sondern auch die beträchtliche Reduktion von Maj. 1.» Im Gegensatz zu diesen von STEINER gemachten Beobachtungen konnten alle diese Pennae beim Embryo nachgewiesen werden (Abb. 6); im definitiven Federkleid werden sie je nach Individuum von Dunen, Halbdunen oder kleineren Konturfedern repräsentiert, und nur ausnahmsweise wächst Med. I nicht wieder aus. Interessant ist, dass der «carpal remex», der als Halbdune (Pennapluma nach NITZSCH 1840) ausgebildet wird, mit den echten Praepennae zusammen auftritt, während die Praeplumae erst am 12. Embryonaltag entstehen.



Abb. 4. 9tägiger Embryo.

Beim Embryo vom späteren 9. Tag (Abb. 4) sind wegen der vorwachsenden Nickhaut nicht mehr alle 12 Skleralpapillen zu sehen. Erst jetzt sind am Schnabel, der ein sehr starkes Wachstum erfahren hat, die ersten «Zahnanlagen» erkennbar; ABRAHAM (1901) gibt dafür den 8. Embryonaltag an. Die paarigen Ausführungsgänge der Bürzeldrüse sind als offene Spalten sichtbar, die Krallen sind angedeutet, Finger III ist nicht mehr zu sehen. Flügellänge: 7,5 mm, Beinlänge: 8,2 mm.

In der Unterflur sind die Praepennae, die im rostralen Abschnitt noch fehlten, erschienen, so dass auch diese Flur die volle Konturfedernzahl erreicht hat. Alle Anlagen der Körperunterseite befinden sich nach wie vor im frühen Höckerstadium. Durch das Auftreten der Unterschwanzdecken vervollständigte sich die Schwanzflur; ebenso Kehl- und Unteraugenteil. Letztere werden noch durch einen anlagenfreien Bezirk im Schnabelwinkel vom Kopfteil abgetrennt, während sie im Gebiet zwischen Auge und Ohr ohne Abgrenzung in ihn übergehen.

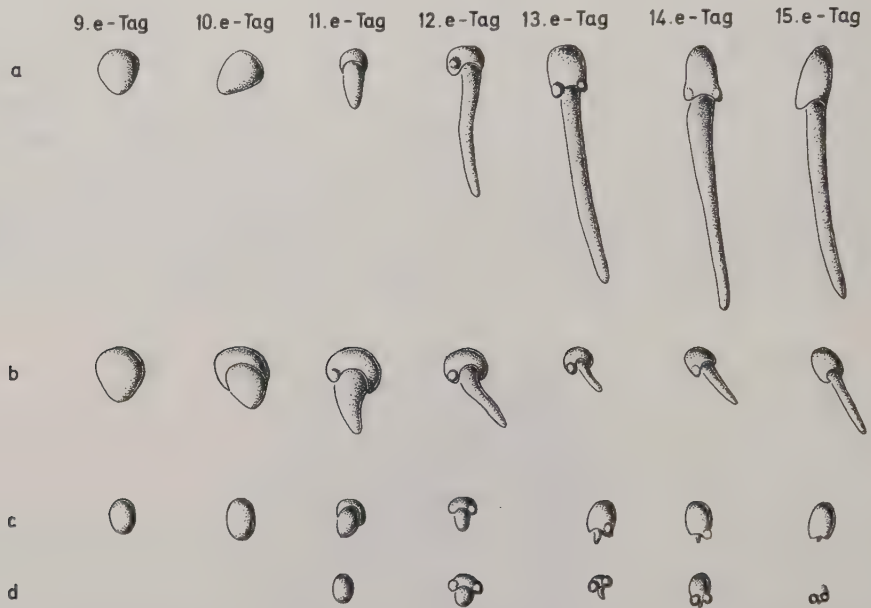


Abb. 5. Die Entwicklung verschiedener Federtypen. *a* Praepennae der Oberschenkelflur, *b* Steuerfedern, *c* Praepennae des Kehlteiles, *d* Preaplumae. Alle diese Federn besitzen Praefiloplumae.

In folgenden Regionen haben sich die Anlagen dieser ersten Federfolge zum späten Höckerstadium entwickelt (Abb. 5*a, b*): Oberschenkel, die Steuerfedern mit den Oberschwanzdecken; in besonderem Masse die dem Seitenrain benachbarten Praepennae der hinteren Rückenflur; jeweils die 3–4 caudalsten Anlagen der vorderen Rücken- und der Schulterflur und die 6–7 Konturfedern, die ausserhalb einer geschlossenen Flur zwischen Oberschenkel- und hinterer Rückenflur stehen. Einzig diese späten Höckerstadien, mit Ausnahme der Remiges und Maj., deren Wachstum später einsetzt, werden sich zu den spärlichen, d. h. immerhin 196–350 Nestlingsdunen entwickeln, die *Melopsittacus* im Schlüpfmoment, wenn auch dürftig, bekleiden; er schlüpft sicher nicht «nackt», wie noch in der neuesten Literatur zu finden ist (MICHAELIS 1962, BROCKWAY 1964). Schon PORTMANN (1938) zeigte für *Sturnus vulgaris*, dass dieser Unterschied zwischen «stehenbleibenden» und zu Nestlingsdunen auswachsenden Anlagen bereits am 2. Tag nach dem ersten Auftreten der Konturfedern zu sehen ist. (Weitere Angaben bei GERBER 1939 und BURCKHARDT 1954).

Auf der Flügeloberseite (Abb. 6a) sind nun alle Remiges samt ihren Maj., auf dem Arm überdies die Med. und die erste Reihe der Min. vorhanden. Weitere Anlagen haben sich über die Flughaut ausgebreitet. Wie STEINER (1918) feststellte, gehört *Melopsittacus* zu den Formen mit dem diastataxischen Flügeltypus, d. h., die 5. Armschwinge fehlt scheinbar, während ihre Maj. wohl ausgebildet ist. Allerdings scheint der *Wellensittich* eine Übergangsform zum eutaxischen Typus darzustellen, wie STEINER auf Grund der scheinbar fehlenden Med. und der zugehörigen Transversalreihe von Maj. 6 zu schliessen wagt, doch die Flügelunterseite weist eine normale diastataxische Anordnung der Konturfedern auf (Abb. 6d, g). Sehr schön ist zu sehen, wie die Med. 1–5 deutlich tiefer inserieren als Med. 6–10. STEINER führt diese Erscheinung auf eine ursprünglich andere Zusammensetzung der Horizontalreihen zurück, deren Umgestaltung zu den heutigen Verhältnissen zur Bildung der diastataxischen Lücke führte. Gegen den 13. Embryonaltag hin werden sich diese Lageunterschiede etwas ausgleichen.

Am selben 9. Tag erscheint auf der Ventralseite der Flughaut eine erste Praepennaereihe, wie auf dem Arm die Anlageleiste der künftigen Maj. inf., die aber noch auf der Dorsalseite des Flügels liegt. Bereits 1887 hat WRAY gezeigt, dass die Maj. und Med. inf. ursprünglich der Dorsalseite angehörten, noch heute embryonal dort angelegt werden und erst später durch das überaus grosse Wachstum der Schwingen eine Verschiebung auf die Unterseite erfahren. Dieselben Federn wurden von SUNDEVALL (1843) Tectrices aversae genannt, da sie als einzige ihre morphologische Unterseite nach aussen, d. h. vom Flügel abwenden.

Mit den Anlagen der Flügelunterseite sind nun in allen Fluren Praepennae zu finden; bis die volle Zahl erreicht ist, werden allerdings noch 3 Tage vergehen.

1.122 Die Ausbreitung der Plumae

An diesem 9. Tag, wo in allen Fluren Konturfedern vorhanden sind, treten die Dunen, also die 2. Federfolge auf. Sie bedeckt den Rückgratrain, die hintere Rückenflur, Oberschenkel- und Schwanzflur sowie den Seitenrain bis hart zur Unter- und Seitenflur. Die Beobachtungen MAILLARDS (1948) bei *Catharacta Skua* Brünn über die Ausbreitung der 1. und 2. Federfolge in topographischer Sicht gelten auch für *Melopsittacus*: «Tandis que l'extension topographique de la 1re série, au moins au début, est à tendance dorso-ventrale, celle de la 2e série est caractérisée par une prédominance initiale du développement caudo-céphalique. C'est ainsi que la 2e série a une tendance particulière à envahir d'abord toute la partie caudale d'un centre avant de progresser vers l'avant.» (p. 13)

Da der Embryo an diesem Tag eine besonders starke Grössenzunahme erfährt, mag das Auftreten der Dunen, wie GERBER (1939), MAILLARD (1948) und KÖCKE und KUHN (1962) sagen, mit dem relativ grossen Flächenwachstum des Integumentes in Zusammenhang stehen. Wieweit die Annahme, vor diesem Termin sei zwischen den Praepennae für die Praeplumae einfach kein Platz, zutrifft, mag dahingestellt bleiben. GERBER gibt für *Larus* und *Sterna* an, dass die Praepennae bis zum Auftreten der 2. Folge mindestens das späte Höckerstadium erreicht haben müssen; MAILLARD setzt bei *Catharacta Skua* das frühe Papillenstadium voraus. Bei *Melopsittacus* ist bemerkenswert, dass überall dort, wo die 2. Folge auftritt, die 1. Folge, deren Ausbildungsgrad stark variiert, die volle Anlagenzahl erreicht hat. Auch KÖCKE und

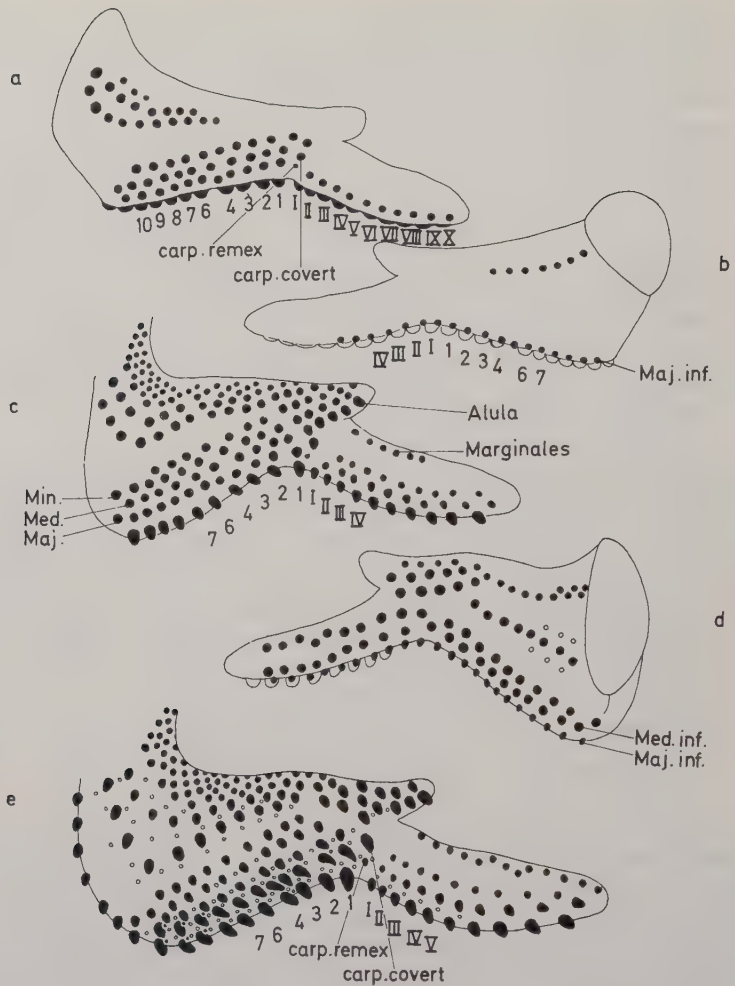
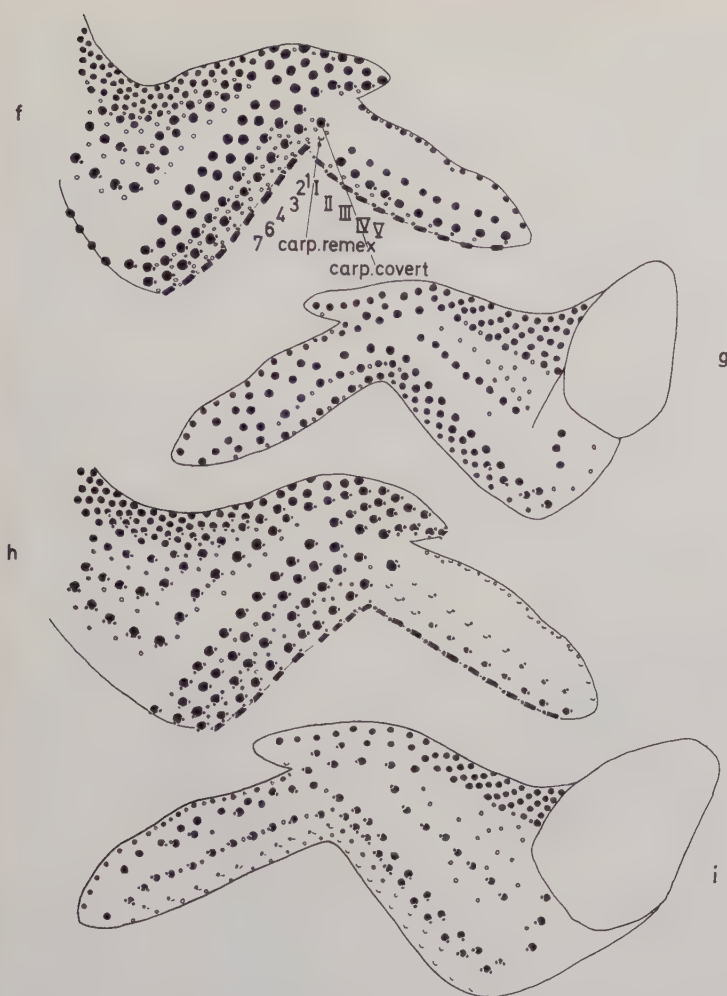


Abb. 6. Flügelflur Aussenseite: a 9. e-Tag, c 11. e-Tag, e 12. e-Tag, f 13. e-Tag, h 15.

KUHN betonen (für *Anas boschas dom.*), dass das Auftreten der Praepennae unabhängig vom Entwicklungszustand der vorangegangenen Federanlagen erfolge. Wichtig scheint, dass die Bildungsphase der Praepennae in einem bestimmten Gebiet abgeschlossen ist, bis die nächste Phase, in diesem Fall die Bildung von Praeplumae, eintreten kann. Dasselbe gilt für das Auftreten des Ringwulstes der beiden Folgen und das darauffolgende Erscheinen der Praefiloplumae. Stets ist die alte Bildungsphase in einer bestimmten Region abgeschlossen, wenn eine neue einsetzt.

Beim 10tägigen Embryo sind die Skleralpapillen nicht mehr zu sehen, denn die Nickhaut ist kräftig vorgewachsen; die Augenlider beginnen sich zu schließen, der Eizahn ist deutlich hervorgehoben. Flügellänge: 7,8–8 mm, Beinlänge: 9–9,5 mm. Der anlagenfreie Bezirk im Schnabelwinkel hat sich mit Praepennae bedeckt, nur die Scheitelplatte der polytopen Kopfflur bleibt noch nackt. Auf der Flügeloberseite ist



e-Tag. Flügel flur Innenseite: *b* 10. e-Tag, *d* 11.–12. e-Tag, *g* 13. e-Tag, *i* 15. e-Tag.

die 2. Reihe der Min. aufgetreten wie auch die Praepennae der Flughaut; auf der Ventralseite der Flughaut haben sich einige weitere Praepennae an die primordiale Reihe des 9tägigen Tieres angeschlossen, ausserdem sind die Maj. inf. I–VII zu sehen (Abb. 6*b*). Der Unterschenkel besitzt jetzt auf der Innenseite alle Anlagen, so dass auch diese Flur komplett ist. BURCKHARDT (1954) bemerkt, dass die Extremitäten und speziell deren Unterseiten in der Federentwicklung zurück seien; dies scheint bei *Melopsittacus* nur für den Flügel zuzutreffen, da ja der gesamte Unterschenkel schon am 10. Tag von allen Anlagen bedeckt ist.

Die Praepennae, die zu Nestlingsdunen werden, befinden sich im frühen Papillennstadium, die Remiges sind noch etwas zurück; die caudalsten Anlagen der hinteren Rückenflur, sowie die dem Rückgratrain benachbarten, sind nicht ganz so weit fortgeschritten wie die restlichen ihrer Flur; die ersteren erscheinen auch postembryonal

kürzer und schwächer, oft fehlen sie sogar. Eine spezielle Wachstumsförderung erfahren die 6–7 einzelnen, zwischen Oberschenkel- und hinterer Rückenflur stehenden Praepennae.

Bei einigen der ältesten künftigen Konturfedern, also denen des Oberschenkels, den caudalsten Anlagen der Schulter- und hinteren Rückenflur wie den Steuerfedern, tritt nun eine Wulstbildung auf, welche die ganze Anlage kreisförmig umschliesst (Abb. 5a–d). Auf diesem Ringwulst, der im Laufe der nächsten Tage alle Praepennae umgibt, ob sie nun zu Nestlingsdunen werden oder auf den Schlüpftag hin versenkt werden, entsteht dann die 3. Folge, die Fadenfedern. Dieser Randwulst findet sich später auch bei den Dunen, die bei *Melopsittacus*, wenigstens zum Teil, Fadenfedern besitzen.

Die Praeplumae breiteten sich über den caudalen Teil der Unterflur und des Unterraines aus. Weitere von der 2. Folge bedeckte Bezirke finden sich im cranialen Teil der vorderen Rückenflur und dem caudalen Abschnitt des Kopfteiles.

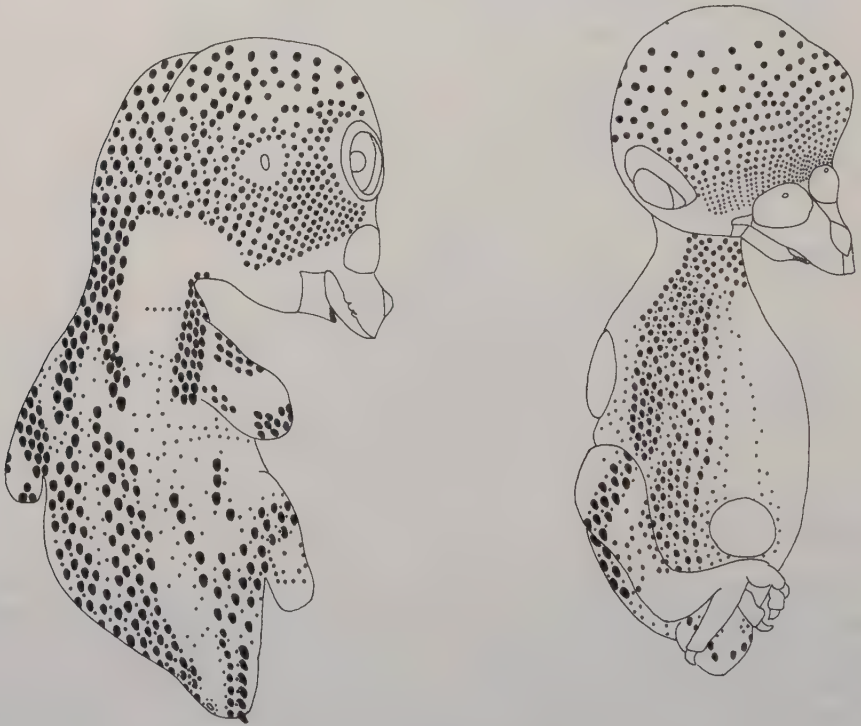


Abb. 7. 11tägiger Embryo.

Beim 11tägigen Embryo (Abb. 7) nehmen die Papillen am Schnabelrand rasch an Grösse zu, die Schuppenbildung auf dem Lauf setzt ein, die Zehenschwielen werden gebildet; die paarigen Ausführungsgänge der Bürzeldrüse sind von einem Kranz zukünftiger Pinselfedern umschlossen. Flügellänge: 8,7 mm, Beinlänge: 10,3 mm.

Neue Konturfedern entstanden auf dem cephalen Abschnitt des Kopfteiles. Auf dem Flügel (Abb. 6c, d) treten die Med. 1–X auf, die proximalen Marginales der Hand, die distalsten Maj. inf. sowie alle Med. inf. und die erste Reihe der Min. inf. Die Maj. und Med. inf. liegen noch auf der Dorsalseite, doch es ist deutlich zu erkennen, dass sie bereits vom Verschiebungsprozess, der sie auf die Ventralseite bringen wird, erfasst sind.

Die Nestlingsdunen wuchsen zum frühen Fadenstadium aus, alle übrigen Praepennae, ausser den Schwingen 1–6 und VI–X und den Maj. 1–8, die im frühen Papillenstadium sind, befinden sich je nach Alter und Lage im frühen bis späten Höckerstadium. Die Ringwulstbildung ist in der hinteren Rückenflur abgeschlossen, desgleichen auf der Aussenseite des Unterschenkels; die Oberschwanzdecken, der distale Teil der Unter- und Seitenflur, das rostrale Gebiet der Schulterflur, der caudale Abschnitt des vorderen Rückens und die primordiale Anlagenreihe des Kopfteiles wurden von ihr ergriffen, ebenso die Remiges und Maj. Die Praeplumae haben sich über den rostralen Teil der Unterflur und die ganze Seitenflur ausgebreitet, am distalen Rand der Schulter- und der vorderen Rückenflur ist je eine Reihe aufgetreten; der caudale Abschnitt des Kopfteiles ist von Praeplumae bedeckt, einige Anlagen erstrecken sich über den Kehlteil. Im Kloakengebiet setzt jetzt auch bei der 2. Folge die Ringwulstbildung ein.

GERBER (1939), MAILLARD (1948) und auch KOECKE und KUHN (1962) zeigen, dass die Bildung der 2. Folge in 2 Schüben abläuft, denn nach einiger Zeit schieben sich zwischen die schon gebildeten Anlagen neue Praeplumae ein. Im Gegensatz dazu erfolgt bei *Melopsittacus* die Anlage der 2. Folge in einem Schub, alle Praeplumae in einem bestimmten Bezirk sind gleich alt und zeigen denselben Ausbildungsgrad.

Die Ausbreitung der 2. Folge, abgesehen vom Flügel, wo die ersten Praeplumae erst am 12. Tag auftreten, ist also am 11. Embryonaltag abgeschlossen.

1.123 Die Ausbreitung der Filoplumae

An diesem 11. Tag setzt die Entwicklung der 3. Folge, der Praefiloplumae, an den Stellen mit maximaler Ringwulstbildung ein, nämlich bei den Steuerfedern, den caudalsten Praepennae der hinteren Rückenflur und dem medialen Abschnitt der Oberschenkelflur. Da die Praefiloplumae auf dem Follikelrand der Praepennae auftreten, besteht ohne Zweifel ein Zusammenhang zwischen den beiden Anlagen, denn der Ringwulst ist ja sicher ein Teilstück der Konturfeder. Interessanterweise kommen KOECKE und KUHN bei *Anas boschas dom.* zu folgendem Schluss: «Wesentlich ist dabei, dass diese Fadenfedern nicht im Zusammenhang mit der zugehörigen Konturfeder entstehen, sondern durch Wachstumsverlagerungen im Integument an diese angeschlossen werden.» Hat diese Angabe nur für den beschriebenen Rückenbezirk Gültigkeit? Denn z.B. für Becken- und Oberschenkelbezirk geben auch sie an, dass die 3. Folge auf den Randwülsten der sich einsenkenden Praepennae entstünde, also die beiden Federfolgen wohl in direkte Beziehung zueinander treten. Ebenfalls von Interesse ist folgende Beobachtung von KOECKE und KUHN: «Einzelne Praefiloplumae können noch zwischen den Dunenanlagen verstreut entwickelt werden.» Auch dies steht im Gegensatz zu *Melopsittacus*. Wohl besitzt ein Teil seiner Praeplumae Praefiloplumae, doch entstehen auch diese in strenger Abhängigkeit von der 2. Folge.

Da die Stellungen- und Symmetrieverhältnisse der Konturfedern und ihrer zugehörigen 3. Folge in einem Sonderkapitel besprochen werden, sei hier nur darauf hingewiesen, dass die Konturfederanlagen 1–3 laterale Fadenfedern besitzen können. Stehen 2 auf derselben Follikelseite, so werden sie immer gleichzeitig angelegt. Sind sie auf beide Follikelseiten verteilt, so treten sie je nach der Lage und Stellung der Konturfeder mit- oder nacheinander auf. Es sei aber betont, dass nicht alle Pennae Filoplumae besitzen, auch embryonal nicht, und dass auf paarigen Fluren die sich entsprechenden Konturfedern nicht beide eine Fadenfeder aufweisen müssen; ist dies aber der Fall, so stehen sie spiegelbildlich zueinander.

Beim 12tägigen Embryo hebt sich der Bürzel als kleine Platte von der Hautoberfläche ab. Flügellänge: 9,3 mm, Beinlänge: 11,6 mm.

Die Scheitelplatte ist nun völlig mit Praepennae bedeckt, auf dem Flügel (Abb. 6e) sind die restlichen künftigen Konturfedern aufgetreten; die Bildung der 1. Federfolge, die 5 Tage dauerte, ist abgeschlossen. Ist es wohl nur ein Zufall, dass die beiden einzigen polytopen Fluren zuletzt ihre volle Anlagenzahl erreichen, zu der sie beide gleich viel Zeit, nämlich 4 Tage, benötigen?

Wie KOECKE und KUHN (1962) bei *Anas boschas dom.* feststellten, setzt auch beim *Wellensittich* die Bildung der Praepennae auf der Flügelunterseite später ein als auf der Dorsalseite, doch erfolgt ihr Abschluss gleichzeitig.



Abb. 8. Rücken, die 2. Folge ist nicht eingezeichnet. a 12. e-Tag, b 14. e-Tag, die Ausbreitung der Praefiloplumae der Praepennae.

Die meisten Nestlingsdunen sind zum späten Fadenstadium ausgewachsen, die grössten Praepennae, die versenkt werden, erreichten das frühe Papillenstadium. Die Maj. inf. und Med. inf. haben sich auf die Ventralseite verschoben, ihren definitiven Platz werden sie am folgenden Tag einnehmen. Die Ringwulstbildung in der Schwanz-, Schulter-, Unter- und Seitenflur wie der vorderen Rückenflur ist abgeschlossen; die Kopfflur wurde von ihr ergriffen, auf dem Flügel hat sie nun auch die Ventralseite erfasst. An diesem Tag setzt die Versenkung der ersten Praepennae, nämlich der Maj. inf. 1–3, die am späten 9. Tag auftraten, ein.

Neue Praeplumae finden sich auf der Flügeloberseite am unteren Rand der Flughaut wie im Gebiet der Remiges und der Maj.; auf der Ventralseite nur auf dem Unterarm zwischen den Maj. und Med. inf. Die Randwulstbildung der 2. Folge setzt sich langsam in dorsaler und cranialer Richtung über den ganzen Körper fort.

Die Ausbreitung der Praefiloplumae ist in der Oberschenkelflur bereits abgeschlossen, in der hinteren Rückenflur (Abb. 8a) und in den Oberschwanzdecken nimmt sie ihren Fortgang; auf der Unter- und Seitenflur (Abb. 9a), der vorderen Rückenflur, der Kopfflur (Abb. 10a) und der Dorsalseite des Ellbogengelenkes setzt sie ein.

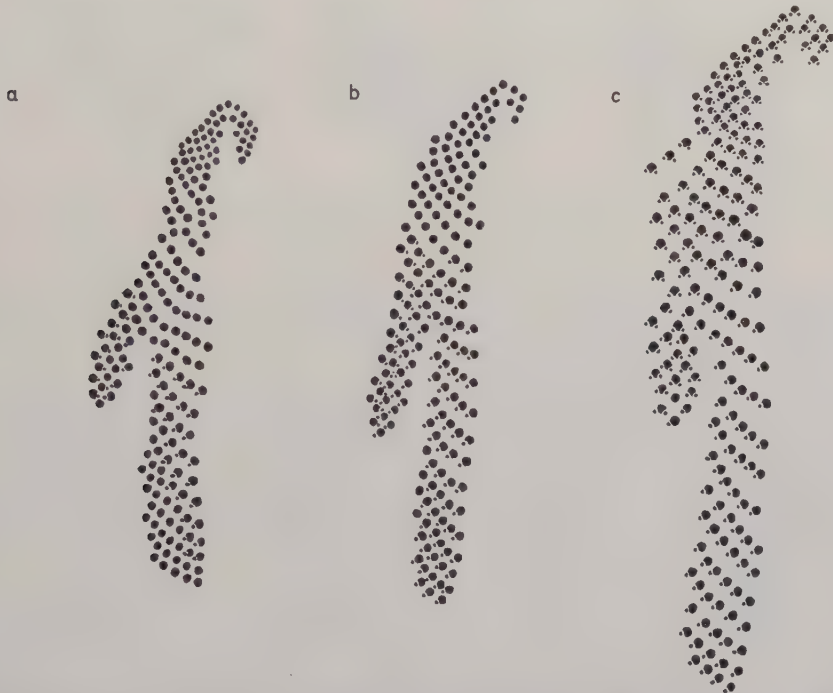


Abb. 9. Unterflur und Seitenflur, Ausbreitung der Praefiloplumae der Praepennae, die 2. Folge ist nicht eingezeichnet. a 12. e-Tag, b 13. e-Tag, c 15. e-Tag.

Rund um die Kloake und am distalen Rand der Oberschenkelflur treten nun auch auf den Randwülsten der Praeplumae die ersten Praefiloplumae auf, und zwar, wie bei der Konturfeder, meist beidseitig der Dunenanlage je 1 Fadenfeder, ausnahms-

weise auch 2, aber nie mehr als gesamthaft 3 Fadenfedern. Der Befund, dass auch Dunen, ob sie nun auf einem Rain oder einer Flur stehen, mit Fadenfedern vergesellschaftet sind, wurde schon 1895 von DE MEIJERE gemacht und von BREHM (1911) und STRESEMANN (1927) bestätigt. V. PEEFFER (1951, 1952), die den Dunen die Fadenfedern mit aller Entschiedenheit abspricht, obwohl sie auch *Melopsittacus* bearbeitet hat, scheint sie ihres geringen Ausmasses wegen übersehen zu haben.

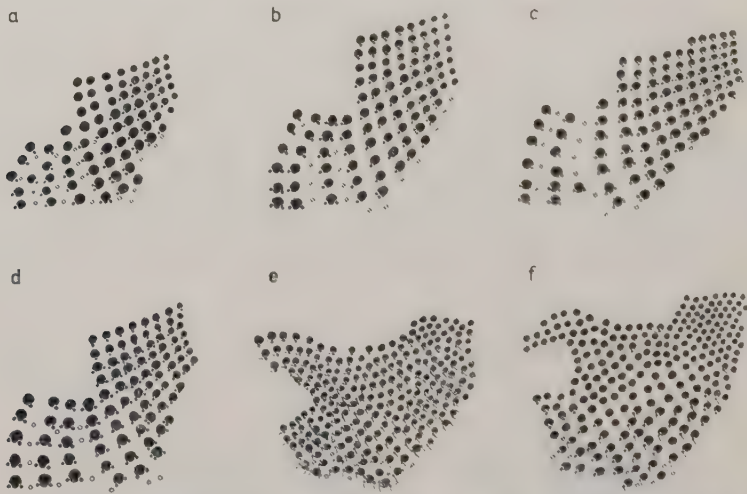


Abb. 10. Unteraugenteil, Ausbreitung und Verteilung der Filoplumae. *a* 12. e-Tag, *b* 13. e-Tag, *c* 14. e-Tag, *d* 15. e-Tag, *e-f* Adulttiere mit verschiedener Filoplumaezahl.

Der 13tägige Embryo wird durch das Sichtbarwerden des *musc. complexus* charakterisiert, der kurz vor dem Schlüpfen seine maximale Ausdehnung erlangt. Flügellänge: 9,8 mm, Beinlänge: 12,5 mm.

Die Ringwulstbildung auf dem Kopf wird abgeschlossen, auf dem Flügel schreitet sie fort; wieder sind es die beiden polytopen Fluren, die dieses Stadium zuletzt erreichen.

Die Versenkung der Praepennae setzt nun ein bei den Unterschwanzdecken, der Unter- und Seitenflur, den rostralen Anlagen der Schulterflur, den cranialen Anlagen des vorderen Rückens und der Kopfllur, mit Ausnahme des cephalen Teiles. Auf dem Flügel (Abb. 6*f,g*) hat sie alle Maj. inf. und auf dem Unterarm die Med. inf. und den «carpal remex» erfasst.

Der Versenkungsprozess greift nun auf die 2. Folge über, die bald völlig von der Oberfläche verschwinden wird. Auf dem Flügel werden noch neue Praeplumae angelegt; dies ist also die einzige Flur, wo 2 Folgen, nämlich die 2. und die 3., praktisch gleichzeitig auftreten. Doch in den einzelnen Flügelbezirken sind die Dunen bereits vorhanden, wenn die Fadenfedern, die in dieser Flur nur Konturfedern begleiten, entstehen.

Die Ausbreitung der 3. Folge der Praepennae ist in der hinteren Rückenflur und dem Unterschenkel abgeschlossen. Da auch das Ellbogengelenk auf der Ventralseite mit Fadenfedern besetzt ist, werden nun in allen Fluren Praefiloplumae der Praepennae gefunden.

Die 3. Folge der Praeplumae vermehrt sich langsam, wobei sie sich gleichmässig über Fluren und Raine ausbreitet. Im Gegensatz zu den Filoplumae der Praepennae, die in den verschiedensten Fluren gleichzeitig auftreten, nimmt die 3. Folge der Praeplumae bei der Kloake ihren Ausgangspunkt und schreitet nach allen Richtungen fort, vorwiegend nach dorsal und cranial.

Beim 14tägigen Embryo haben die in einer Doppelreihe auftretenden «Zahnanlagen» ihre maximale Ausbildung erreicht, Lauf und Fuss sind mit Schuppen und Schildern bedeckt, die Krallen erscheinen verhornt. Flügellänge: 9,9 mm. Beinlänge: 13,9 mm. Die Nestlingsdunen haben sehr an Länge zugenommen. Der Versenkungsprozess hat alle übrigen Praepennae erfasst, nur die beiden polytopen Fluren bilden erneut eine Ausnahme. Der Scheitelbezirk ist noch unverändert, und auf dem Flügel zeigen nur die Maj. I und II eine leichte Einsenkung und einzig der «carpal remex» wie die Maj. inf. 1–10 sind bereits völlig von der Oberfläche verschwunden. Nicht mehr zu sehen sind die Praepennae im distalsten Teil der Unter- und Seitenflur, die proximalen Unterschwanzdecken, die cranialsten Praepennae des vorderen Rückens wie die caudalsten des Kopfteiles.

In der Schwanz-, der Schulter- und der vorderen Rückenflur (Abb. 8b) sind nun alle Praefiloplumae angelegt; im rostralen Teil der Unter- und der Seitenflur ist wenigstens der erste Schub, d. h., diejenigen, welche in das Symmetriegerbiet gehören, vorhanden; auf dem Flügel greifen sie auf die Flughaut über. Im medialen Teil der hinteren Rückenflur ist die 3. Folge nicht mehr sichtbar.

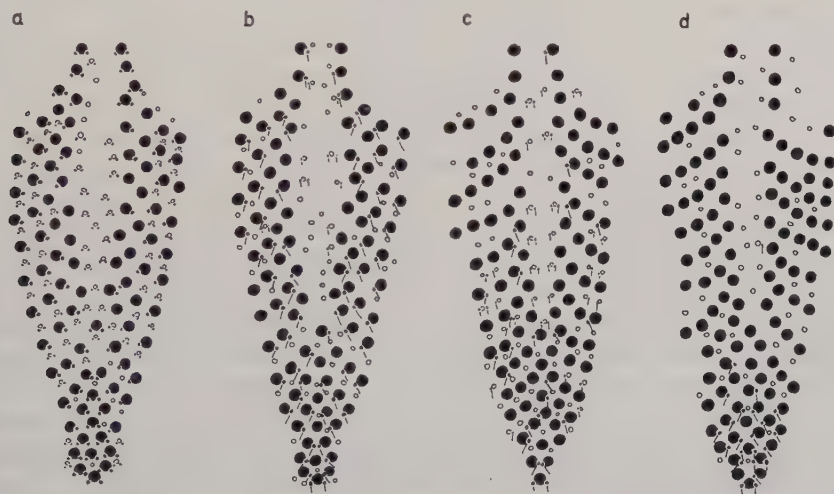


Abb. 11. Hintere Rückenflur, Verteilung der Filoplumae. a Beim Embryo, b–d bei Adulttieren mit verschiedener Filoplumaezahl.

Die 3. Folge der Praeplumae erstreckt sich über den ganzen hinteren Rücken (Abb. 11a) und bis in Schulterhöhe auch über die Ventralseite. Interessanterweise finden sich bei den Dunen des von den Flügeln bedeckten Gebietes des Vorderrückens und des Seitenraines keine Fadenfedern.

Die Tiere vom 15. Embryonaltag bis zum Schlüpftag zeichnen sich durch eine starke oberflächliche Faltung des Integumentes aus, die Augenlider sind völlig verschlossen, die «Zahnanlagen» werden langsam abgebaut. Flügellänge: 10,2 bis 10,9 mm, Beinlänge: 15,5–18,3 mm.

Am 15. Tag findet die Ringwulstausbreitung nach 5 Tagen mit den Marginales ihren Abschluss. Alle nicht auswachsenden Praepennae wurde vom Versenkungsprozess ergriffen, der sie ausser im Kopfgebiet und ausser den meisten Flügeldecken (Abb. 6*h, i*) bereits völlig verschwinden liess. Einsenkungsbeginn und Ringwulstbildung fallen also bei den Marginales zeitlich zusammen. Interessant ist, dass diese letzteren niemals eine 3. Folge besitzen, während noch bei denjenigen Flügeldecken, welche am 14. Tag den Randwulst bildeten, meist eine Praefilopluma entsteht.

Bei besonders weit fortgeschrittenen Exemplaren verlieren die Nestlingsdunen ihre Federscheiden und beginnen sich aufzufasern. BURCKHARDT (1954) zeigt für *Motacilla alba* und *Hirundo rustica*, dass einige der anfänglich auswachsenden Anlagen plötzlich zurückgebildet und eingesenkt oder wenigstens so weit zurückgebildet werden, dass die Anlagen beim Schlüpfen nicht die volle Grösse der anderen Nestlingsdunen erreichen; dies lässt sich auch für *Melopsittacus* bestätigen. Die Zahl der schliesslich ausgebildeten Embryonaldunen unterliegt auch hier starken Schwankungen, ist also keinswegs artspezifisch. So entwickeln sich z. B. in der hinteren Rückenflur im einen Extremfall alle 96–98 Praepennae zu Nestlingsdunen, im andern Fall können es knapp deren 46–50 sein.

Bei vielen Tieren werden die Steuerfedern (Abb. 5*b*), die bis jetzt eine normale Entwicklung zu Nestlingsdunen zu durchlaufen schienen, plötzlich kürzer, also offensichtlich eingesenkt. Ein ähnliches Verhalten weisen auch die Schwingen und ihre grossen Decken auf. Alle diese Praepennae fasern sich später auf, stellen also eine Embryonaldune dar. BROMAN (1941) beschrieb diese Pennae bei *Hirundo rustica* als sogenannte «falsche» Nestlingsdunen, da sie nur durch die leere, sich jeweils aufspaltende Peridermscheide dargestellt würden. Wieweit nun beim *Wellensittich* diese zunächst leicht eingesenkt werdenden Nestlingsdunen den voll auswachsenden morphologisch gleichwertig sind, ist eine Frage, die noch der Klärung bedarf. Die Gesamtzahl der 2. Folge wird nun am 15. Embryonaltag, also am 7. Tag nach Anlagebeginn, erreicht. Ihre 3. Folge dehnt sich nun über das rostrale Gebiet der Unterflur aus und erfasst den Hinterkopf, womit auch dieser Ausbreitungsvorgang nach 3 Tagen seinen Abschluss gefunden hat. Interessanterweise bleiben die Plumae der Flügelflur stets ohne Filoplumae.

Die Ausbreitung der 2. Folge wie ihrer Praefiloplumae verläuft generell von caudal nach cranial, doch scheint der Ausgangspunkt für die 2. Folge eher dorsal zu liegen, während er sich bei ihrer 3. Folge im Kloakengebiet befindet.

Am 4. Tag seit Ausbreitungsbeginn vervollständigt sich die 3. Folge der Praepennae auf der Kopfflur (Abb. 10*d*), der Unterflur (Abb. 9*c*) und dem Flügel, wodurch auch dieser Vorgang abgeschlossen wird. Bei den Praefiloplumae der Unterflur handelt es sich ausschliesslich, bei denjenigen des Unteraugen- und Kehlteiles vorwiegend um solche des 2. Schubes.

Die 3. Folge verteilt sich über das ganze Tier, nur der Scheitel, das Gebiet im Schnabelwinkel, die Flughaut auf der Flügelunterseite und die Marginales bleiben stets ohne Fadenfedern, während auf dem hinteren Rücken und der restlichen Flügel-

flur einzelne Praepennae ohne 3. Folge sein können. Dies steht im Gegensatz zu v. PFEFFER (1952), die angibt, dass jede Konturfeder eine Fadenfeder besitze.

Am 15. Bruttag ist also endlich die Gesamtzahl der Anlagen aller 3 Federfolgen erreicht.



Abb. 12. 16tägiger Embryo. Ausser den Nestlingsdunen sind alle Pennae eingesenkt.

Beim 16tägigen Embryo (Abb. 12) sind alle 3 Folgen, ausser den Nestlingsdunen, vollständig eingesenkt und äusserlich nicht mehr zu lokalisieren. Da dieser Zustand bis nach dem Schlüpfen beibehalten wird, erübrigt sich eine Beschreibung der späteren Stadien.

Zur besseren Veranschaulichung werden an dieser Stelle sämtliche Daten über Auftreten und Ausbreitung aller 3 Federfolgen in Tab. 1 zusammengefasst; die auch die Abhängigkeit der 3 Folgen voneinander sehr schön erkennen lässt.

1.13 Die postembryonale Pterylose

Beim postembryonalen Pterylosegang wachsen zuerst die Plumae aus; die Pennae und Filoplumae folgen nach. Der Sukzession der Federfolgen entsprechend, wird also zuerst das Auftreten der Plumae und ihre zugehörigen Filoplumae besprochen und dann erst der Erscheinungsvorgang der Pennae und ihrer Filoplumae.

Tab. 1. Erstes Auftreten und Abschluss der Ausbreitung der Federanlagen über den Körper.

Alter	1. KF	KF kompl.	1. D	D kompl.	1. FF	FF kompl.
7. etg	OSF SUF SCHWF	—	—	—	—	—
8. etg	UF KT KET HRF VRF	—	—	—	—	—
9. etg	USF UTG SF Flügel	SCHWF SUF OSF USF UF SF HRF VRF UTG KET	HRF OSF SCHWF	HRF OSF	—	—
10. etg	—	—	USF UF VRF KT	USF SCHWF	—	—
11. etg	—	—	SUF SF KET	UF SF VRF SUF KT KET	HRF OSF SCHWF	—
12. etg	—	KT Flügel	Flügel	—	VRF UF SF KET UTG USF aus. Flügel aus.	USF aus. OSF
13. etg	—	—	—	—	SUF KT USF inn. Flügel inn.	SCHWFHRF USF inn.
14. etg	—	—	—	—	—	SUF SF VRF
15. etg	—	—	—	Flügel	—	UF UTG KT KET Flügel

1.131 Das Auftreten der Plumae und ihrer Filoplumae

Vom 3. Tag an sind auf dem Rücken die Plumae, deren Follikel sehr flach in der Haut liegen, als dunkle Erhebungen sichtbar; an den folgenden beiden Tagen setzt sich diese Erscheinung über den ganzen Körper fort. Am 6. Tag treten endlich auf dem caudalen Teil der Oberschenkelflur und dem lateralen Gebiet der hinteren Rückenflur die ersten durchgestossenen Spitzchen der Pelzdunen auf. Am nächsten Tag verlängern sich ihre Reihen in cranialer und medialer Richtung, um spätestens am 8. Tag die ganze Dorsalfläche, einschliesslich des Hinterkopfes, zu bekleiden. Am 7. Tag finden sich auch auf der Ventralseite, nämlich der Seitenflur und ihrer Fortsetzung über die Oberschenkelspannhaut, die ersten Plumae; bis zum 9. Tag wird dieses Gebiet, mit Ausnahme der Kloakenregion, völlig von ihnen bedeckt. Auf der Flügeloberseite treten die ersten Dunen am 8. Tag auf, ihre Ausbreitung ist am 11. Tag beendet. Auf der Unterseite setzt das Plumaewachstum erst am 10. Tag ein, um am 13. seinen Abschluss zu finden. Dieses Faktum unterscheidet sich vom embryonalen Pterylosegang, wo die 2. Folge auf beiden Flügelseiten gleichzeitig auftritt. Da aber die Pelzdunen eine reine Wärmeschutzfunktion besitzen, ist es durchaus verständlich, dass zunächst das Plumaewachstum auf der Flügeloberseite gefördert wird und erst später auf der vom Körper geschützten Unterseite einsetzt.

Am 11. Tag erscheinen die Pinselfederchen der Bürzelregion und am 16.–17. Tag die Plumae rund um die Kloake. Gleichzeitig, oft auch kurz vorher, wachsen in dieser

Zone die Filoplumae der 2. Folge aus. Zur selben Zeit finden sich auch bei den Plumae des Rückengebietes Fadenfedern, und bis zum 20. Tag breiten sie sich über die ganze Ventralseite aus. Im Bereich des caudalen Kopfteils, wo embryonal überall 2 Fadenfedern angelegt werden, können nur noch ausnahmsweise welche nachgewiesen werden. Die zwischen den Pennaereihen der hinteren Rückenflur stehenden Plumae zeigen häufig einen Verlust ihrer Filoplumae, während diejenigen des Rückgratraines meistens 2 Fadenfedern, oft aber nur mehr 1 Fadenfeder aufweisen, obwohl auch hier ursprünglich deren 2 ausgebildet wurden. Die Gestalt der höchstens 1 mm grossen Filoplumae ist meist fadenförmig, seltener besitzen sie eine einfach gegabelte Spitze.

Der Nestling besitzt bereits mit 11–12 Tagen ein wohlausgebildetes Pelzdunenkleid; zwar nehmen die Plumae an den folgenden Tagen noch an Grösse zu, doch dieser Zuwachs ist nicht mehr so augenfällig.

Bei der Überprüfung einiger genau abgrenzbarer Hautbezirke zeigt es sich, dass bei vielen Tieren offensichtlich nur ein Teil der embryonal angelegten Dunen wieder auswächst (Abb. 11). Von besonderem Interesse ist dabei, dass auch die Plumaezahl der Albinos, die bereits beim Embryo viel geringer ist als die der normalgefärbten Wellensittiche, postembryonal eine weitere Reduktion erfährt und so der Albinoaltvogel je nach Hautbezirk noch etwa 25–50% der beim normalgefärbten Embryo vorhandenen Plumae besitzt (Tab. 2).

Tab. 2. Die Zahl der Dunen in verschiedenen Hautbezirken bei normalgefärbten Tieren und Albinos.

	Embryo normal M $\pm$ s	Altvogel normal M $\pm$ s	Alt- vogel normal	Embryo Albino M $\pm$ s	Altvogel Albino M $\pm$ s	Alt- vogel Albino	Emb. norm.: Altv. Alb.
Kopfllur . . .	175,3 $\pm$ 4,3	127,9 $\pm$ 9,8	75%	54,2 $\pm$ 6,2	43,8 $\pm$ 10,1	79%	25%
Flughaut . . .	37,5 $\pm$ 5,2	28,1 $\pm$ 7,3	75%	22,3 $\pm$ 4,3	19,8 $\pm$ 6,6	91%	52%
Hintere							
Rückenflur . .	59,1 $\pm$ 3,8	38,7 $\pm$ 6,8	66%	—*	—*	—*	—*
Rückgratrain .	24,2 $\pm$ 3,7	19,1 $\pm$ 4,3	79%	15,1 $\pm$ 3,4	12,2 $\pm$ 5,7	73%	50%

* Für die hintere Rückenflur wird bei Albinos kein Mittelwert angegeben, da sie nur ausnahmsweise mit Dunen besetzt ist.

1.132 Das Auftreten der Pennae und ihrer Filoplumae

Die Ausbreitungsmodi der Pennae und ihrer Filoplumae werden durch die folgenden beiden Schemata illustriert (Abb. 13, 14).

1.132.1 Flügelflur

Vom 5. Tag an beginnen die Federscheiden der Rem. und Maj. vorzuwachsen, so dass die Nestlingsdunen noch postembryonal an Grösse zuzunehmen scheinen. Die ersten Pennae erscheinen am frühen 8. Tag, und zwar sind es meist die grossen Decken I und 1–2, gefolgt von den Schwingen IX–X und 1–6, die zuerst auswachsen. An den nächsten beiden Tagen treten die restlichen Remiges und Maj. hinzu wie auf dem Arm die Med. und Min. Am 10.–11. Tag brechen bereits die Federscheiden der Maj. 1–10 an ihrem distalen Ende auf, womit stets der Verlust der Nestlingsdune verbunden ist.

Nie konnte in irgendeiner Flur eine eröffnete Penna gefunden werden, die mit ihrer Nestlingsdune in Verbindung stand; diese letzteren, welche eine kleine Spule besitzen, werden immer mit dem distalen Scheidenteil der Penna zusammen abgestossen.

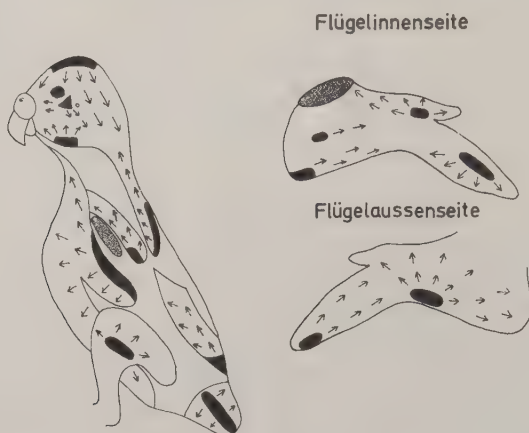


Abb. 13. Ausbreitung der Pennae, Schema.

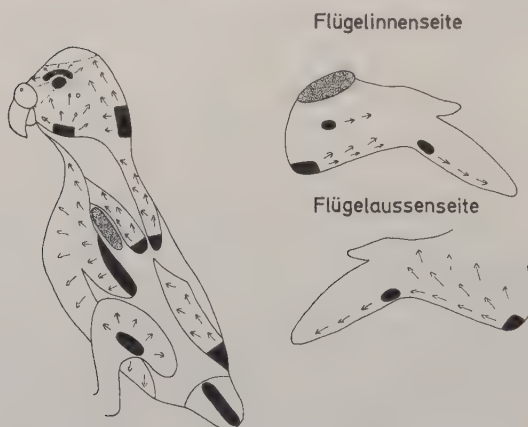


Abb. 14. Ausbreitung der Filoplumae, Schema.

Bis zum 13.–14. Tag treten die Med. der Hand auf sowie die Flughautdecken; die Marginales schliessen sich gegen Ende des 15. Tages an.

Das Wachstum der Maj. wird in den ersten Tagen so stark gefördert, dass sie oft fast die doppelte Länge der Remiges erreichen, die erst etwa vom 13. Tag an diesen gewaltigen Vorsprung einzuholen beginnen. Die Remiges des Armes verlieren ihre Nestlingsdunen zwischen dem 15.–17. Tag; die der Hand und ihre Maj. sind erst 1–2 Tage später so weit. In den folgenden Tagen brechen auch die Federscheiden der übrigen Pennae auf, ihr Wachstum hält aber noch recht lange an.

Das Auswachsen der Fadenfedern geht von 2 Zentren aus; das eine entsteht am 12. Tag in der Nähe des Ellbogengelenkes, das andere am 13. Tag etwas

distal vom Handgelenk. Von dort aus verbreiten sich die Filoplumae jeweils nach distal und lateral; wobei, wie schon bei der 1. Folge, die Ausbreitung in medialer Richtung rascher abläuft als in lateraler. So besitzen die letzten Remiges und Maj. des Armes ihre Filoplumae spätestens am 14. Tag, während die der Flughaut erst am 16.–17. Tag auswachsen. Analogerweise erscheinen auf der Hand die letzten der Mediae erst am 19. Tag. Ungefähr vom 23. Tag an beginnen, zunächst in den beiden Ausbreitungszentren, ihre basalen Dunenrami samt den restlichen Federscheiden abzufallen. Dieser Prozess kann sich bis über den 40. Tag hin ausdehnen. Die stärksten Filoplumae stehen in den beiden Zentren, wobei diejenigen des Ellbogengelenkes mit etwa 15 mm Länge zu den grössten überhaupt gehören; bei anderen Remiges fanden sich nur 4–5 mm lange Fadenfedern, die z. T. nicht einmal bis zum Fahnenteil der vergesellschafteten Konturfedern reichen. v. PFEFFERS Angabe (1952), dass im Bereiche einer Federflur die Länge der Filoplumae etwa konstant sei, trifft also zumindest für den Flügel nicht zu. Die Fahne besteht meist aus 5–8, seltener 4 oder 9 Rami.

Wie schon erwähnt, besitzen Dunen der Flügelflur nie Fadenfedern; doch die als Halbdunen ausgebildeten Federn, wie der «carpal remex», Maj. I... sind meist von einer Fadenfeder begleitet. Auch am Flügel wachsen nicht mehr alle embryonal gebildeten Filoplumae wieder aus; so zählt man auf der Flughaut beim Embryo zwischen 26–36 Filoplumae, beim Adulttier aber nur in Ausnahmefällen mehr als 10, oft sind gar keine ausgebildet. Bei den Maj. 1–5 fehlt häufig die Fadenfeder, ebenso bei den 2 Reihen Min.; bei den Maj. der Hand war das Maximum 9 Filoplumae, 4–5 der Durchschnitt, ihre Mediae besaßen öfters keine mehr. Bei den untersuchten Albinos waren die Filoplumae noch viel drastischer reduziert, nur in den Ausbreitungszentren und ausnahmsweise bei einigen weiteren Remiges konnten welche festgestellt werden.

Auf der Flügelinnenseite erscheinen zuerst die Maj. inf. 6–10 am späten 11. Tag, 1–5 folgen in den nächsten beiden Tagen; alle ihre Med. und Min. inf. sind bis gegen Ende des 16. Tages da. Am 13. Tag tritt am oberen Rand des Ellbogengelenkes ein Federkomplex auf, an den sich bis zum 18. Tag eine ungefähr über dem Radius gelegene Pennaereihe anschliesst. Die distalsten Konturfedern der Flughaut wachsen am 15. Tag aus, ihre Ausbreitung ist am 19. Tag beendet. Auf der Hand tritt am 13. Tag eine medial gelegene, von proximal nach distal verlaufende Pennaereihe auf; die Maj. inf. erscheinen am 14. Tag, die Med. inf. etwa einen Tag später.

Bis ungefähr zum 30. Tag haben alle Federn ihre Scheiden verloren, die letzten waren die über dem Radius gelegenen Pennae.

Auch auf der Unterseite geht die Fadenfederausbreitung deutlich von 2 Zentren aus. Am 16. Tag entsteht das erste wieder in der Nähe des Ellbogengelenkes; am 18. Tag das andere beim Handgelenk. Bei fast 60% der untersuchten Tiere blieben das die einzigen Filoplumae, bei den Albinos wurden gar keine gefunden. Die Maj. und Med. inf. sind in stark variierender Zahl von Filoplumae begleitet. Bei rund 24% der Tiere traten am 17. Tag die Filoplumae des am proximalen Ende des Radius gelegenen Federkomplexes auf; bei 16% breiteten sie sich bis zum 18. Tag über die auf dem Radius gelegene Pennaereihe aus; und je 40% besaßen vom 19. Tag an auf der Alula und der proximal-distal verlaufenden, medial gelegenen Federreihe der Hand Fadenfedern.

1.132.2 Schulterflur

Nur die caudalsten 6–9 Pennae der Schulterflur sind, wie gesagt, als Nestlingsdunen ausgebildet, alle andern sind völlig eingesenkt. Am 9. Tag beginnen diese caudalsten Pennae auszuwachsen; am nächsten Tag folgen, bis etwas über die Flurmitte, die beiden distalen Längsreihen; endlich am 12. Tag erscheinen die letzten, cranial-proximal gelegenen Konturfedern. Am selben Tag verlieren die caudalsten Pennae ihre Nestlingsdunen. Bis ungefähr zum 16. Tag brechen alle Federscheiden an ihrem distalen Ende auf; am 28.–30. Tag ist das Pennaewachstum abgeschlossen.

Die starken Grössenunterschiede der Pennae dieser Flur machen sich schon nach wenigen Tagen bemerkbar. Beim Altvogel sind die caudalsten etwas länger als 30 mm, während die kranialsten nur selten mehr als 8 mm erreichen.

Am späten 13. Tag treten die ersten Fadenfedern in der caudalen Region auf, am 14. Tag die der distalen Pennareihen und kurz darauf die am proximalen Rand der Flur stehenden; am 15. Tag schliessen sich die cranialsten an. Ungefähr am 21. Tag brechen ihre Federscheiden auf und bis zum 28.–30. Tag sind ihre basalen Dunenrami abgefallen. Interessanterweise wird postembryonal jeweils nur die der caudalen Flurseite zugewandte Filopluma ausgebildet, während embryonal beidseitig der Penna je eine angelegt wird. Bei Albinos sind meist keine vorhanden.

Etwa gleichzeitig gegen Ende des 9. Tages sind die ersten Pennae auf dem Kopfteil und der Schwanzflur und nur wenig später diejenigen der Oberschenkel- und der hinteren Rückenflur zu sehen. Der besseren Übersicht wegen wird aber die Besprechung des Kopfteiles erst mit den übrigen Kopfgebieten vorgenommen.

1.132.3 Schwanzflur

Die oberen Schwanzdecken, deren Anzahl zwischen je 5–7 schwankt, und die Steuerfedern sind als Nestlingsdunen ausgebildet, während die Unterschwanzdecken vom Versenkungsprozess unter die Hautoberfläche gebracht wurden. Die Nestlingsdunen der beiden mittleren Rectrices, die eine sehr exponierte Lage besitzen, werden, oft schon lange bevor die definitiven Federn auswachsen, abgestossen. Diese letzteren erscheinen am 10. Tag, die restlichen 2–5 Steuerfedern einen Tag später. Im Laufe des 11. Tages treten die Oberschwanzdecken auf und nur kurz darauf diejenigen des Unterschwanzes.

Die Rectrices schliessen ihr Wachstum viel später ab als alle anderen Pennae; das gilt in besonderem Masse für die beiden mittleren Steuerfedern, die beim Adulttier eine Länge von 9–11 cm erlangen können.

Die Filoplumae der Steuerfedern und der Oberschwanzdecken entstehen ungefähr gleichzeitig um den 14. Tag, die der Unterschwanzdecken etwa am 16. Tag. Ihre Scheidenspitzen verlieren sie vom 19. Tag an und die letzten basalen Dunenrami mit ± 30 Tagen. Einzelne Rectrices können ausser der grossen, normal ausgebildeten Filopluma noch 1–2 winzige, haarähnliche Filoplumae besitzen; die der Deckfedern fehlen öfters.

1.132.4 Schenkelflur

Sämtliche Pennae der Oberschenkelflur sind als Nestlingsdunen ausgebildet, die in 4 Längsreihen zu 6–8 Anlagen von dorsocaudal nach cranioventral verlaufen. Die des Unterschenkels sind völlig eingesenkt und durch einen schmalen Rain von den

ersteren abgetrennt. Am 10. Tag beginnen in den beiden distalen Pennaereihen des Oberschenkels die mittleren 5–6 Konturfedern auszuwachsen, bis gegen den 11. Tag schliessen sich die caudalen Anlagen an wie am 12. Tag die beiden proximalen Reihen; kurz darauf folgen diejenigen der Schenkelinnenseite. Ausnahmsweise können die caudalen Pennae zuerst entstehen, worauf sich der Wuchsprozess cranialwärts fortsetzt. Die erstere Ausbreitungsform ist aber bei weitem häufiger.

An der dorsalen Vorderkante des Unterschenkels erscheinen am 13. Tag die ersten Pennae, bis zum 14. Tag ist die ganze Schenkelfläche bedeckt. Die Nestlingsdunen gehen vom 13. Tag an verloren; das Wachstum der Pennae ist am 30.–32. Tag beendet. Die Filoplumae der distal gelegenen Pennae des Oberschenkels treten am 13. Tag auf, die caudalen und proximalen am 14. und die der Innenseite am 15. Tag. Auf dem Unterschenkel wachsen zunächst die im proximalen Flurabschnitt an der Vorderkante stehenden Filoplumae aus; am folgenden Tag breiten sich die Fadenfedern in distaler und lateraler Richtung aus. Die Ausbreitungsrichtung der Filoplumae entspricht also weitgehend der ihrer Pennae.

Die Scheidenspitzen der ältesten Fadenfedern brechen vom 15. Tag an auf, ihre Dunenrami verlieren sie vom 35.–37. Tag. Auf der Oberschenkelflur wird jeweils nur noch die caudal der Penna stehende Filopluma ausgebildet, während embryonal auch eine auf der Gegenseite angelegt wurde. Bei den Albinos besaßen viele Pennae keine Filoplumae. Auf dem Unterschenkel können je nach Lage eine oder auch zwei Fadenfedern entstehen.

1.132.5 Hintere Rückenflur

Wie schon gesagt, ist die Nestlingsdunenzahl dieser Flur sehr variabel. Die caudalen und lateralen Pennae sind stets als Nestlingsdunen ausgebildet, bei allen anderen bleibt es fakultativ.

Die Pennaeausbreitung kann nach 2 Modi geschehen. Beiden gemeinsam ist, dass am 11. Tag die caudalsten Pennae auftreten. Beim häufigeren Typus erscheint bis zum 14. Tag die dem Rückgratrain benachbarte Pennaereihe, kurz darauf folgen die beiden lateral davon inserierenden Reihen und nur wenig später die cranialsten Pennae. Die an den Seitenrain grenzende 4. oder seltener 5. Längsreihe wächst erst am 17. Tag aus. Bei der anderen Variante breiten sich die Pennae gleichmässig über die ganze Flurbreite langsam von caudal nach cranial aus. Die caudalsten Nestlingsdunen gehen vom 13. Tag an verloren, diejenigen der lateralsten Pennae erst um den 20. Tag. Das Pennaewachstum ist ungefähr am 33. Tag abgeschlossen.

Die ersten Filoplumae treten am 13. Tag im caudalen Teil der Flur auf, bis zum 16. Tag sind alle angelegt. Ihre Ausbreitungsweise entspricht derjenigen der Pennae. Da nun die letzten Konturfedern am 17. Tag erscheinen, die letzten Fadenfedern aber bereits am 16. Tag, wird deutlich, dass diese beiden Folgen unabhängig voneinander auswachsen können, die embryonale Phasenabgrenzung also offensichtlich nicht mehr gilt. Da die oben angegebenen Zahlen Durchschnittswerte sind, muss noch darauf hingewiesen werden, dass in verschiedenen Fällen die Filoplumae der lateralsten Pennaereihe bereits 3–4 Tage vor ihren Stammfedern auftreten können. Die Anzahl der Filoplumae ist individuell stark verschieden. Beim Normaltier schwankt sie zwischen 21–73 (Abb. 11 *b–d*), beim Embryo sind es etwa 96 (Abb. 11 *a*), wobei aber zu beachten bleibt, dass einzelne Pennae 2 laterale Filoplumae aufweisen und andere

keine. Auffällig ist ihre auch bei geringer Anzahl starke Häufung im caudalen Flurteil (Abb. 11c-d), selbst die Albinos besaßen mit nur einer Ausnahme in dieser Region Fadenfedern.

1.132.6 Vordere Rückenflur

Die je 3–8 an den Rückgratrain stossenden Konturfedern sind durch Nestlingsdunen repräsentiert, alle anderen sind völlig eingesenkt. Am 11. Tag beginnen die caudalsten Pennae auszuwachsen, gegen den 12. Tag sind alle an den Rückgratrain grenzenden Pennae erschienen. Am 13. Tag treten die am Seitenrain gelegenen Konturfedern auf, und am folgenden Tag ist die ganze Flur komplett. Das Pennae-wachstum wird ungefähr am 30. Tag beendet.

Die caudalsten Filoplumae werden am 13. Tag sichtbar, die der medialen Reihe am 14. und die der lateralen am 15. Tag. Bis zum 16. Tag besitzen auch die cranialsten Pennae ihre Filoplumae. Die Fadenfedern, die am lateralen Rand der Flur stehen, wachsen öfters nicht mehr aus, die der medial liegenden Konturfedern fehlen ab und zu; die caudalsten sind aber meist ausgebildet. Wie in der hinteren Rückenflur machen sich auch hier grosse Unterschiede in der Ausbildung der Filoplumae bemerkbar, so stehen neben haarartigen, extrem kleinen Exemplaren mehrere Millimeter grosse, stark verzweigte Fadenfedern.

1.132.7 Kopfteil

Nur ausnahmsweise werden einige über den Augen liegende Pennae als sehr kurze und schwache Nestlingsdunen ausgebildet, die aber bereits mit 2–5 Tagen abgestossen werden. Alle übrigen Pennae sind nicht zu sehen.

Die ersten Konturfedern erscheinen am 10. Tag auf der Scheitelplatte; es sind also diejenigen Pennae, welche beim Embryo als letzte, am 12. Tag, auftraten, die jetzt zuerst wieder auswachsen. Bereits nach 2 Tagen ist der ganze Scheitelbezirk mit Pennae bedeckt, denen sich bis zum 14. Tag in caudaler und lateraler Richtung weitere Konturfedern anschliessen, um an diesem Tag mit den Reihen der vorderen Rückenflur und des Unteraugenteiles zusammenzustossen. Erst am 17. Tag treten die Konturfedern, die im Schnabelwinkel zwischen Kopf- und Unteraugenteil liegen, hinzu. Bereits am 13. Tag beginnen sich die ersten Pennae zu entfalten. Bis gegen den 28. Tag haben die Konturfedern der Scheitelregion ihr Wachstum abgeschlossen, einige Tage später sind auch die übrigen soweit.

Die ersten Fadenfedern treten am 15. Tag im caudalen Abschnitt des Kopf- teiles und in den über den Augen gelegenen Pennaereihen auf. Bis zum 16. Tag stossen sie zum Unteraugenteil vor, und im Laufe des 17. Tages erfassen sie den Scheitel; nur das mediale Gebiet bleibt, wie schon beim Embryo, ohne Filoplumae, ebenso das Gebiet im Schnabelwinkel. Ihr Wachstum beenden sie auf dem Scheitel ungefähr am 29. Tag und auf dem Hinterkopf 4–5 Tage später. Bei Albinos fanden sich ausschliesslich im caudalen Kopfteil einige wenige Fadenfedern.

Die Pennae breiten sich also, von der Scheitelplatte ausgehend, in caudaler, lateraler und rostraler Richtung aus, während die Filoplumae zunächst im caudalen Flurteil und im Gebiet über den Augen erscheinen, um sich vorwiegend lateral- und cephalwärts auszudehnen.

1.132.8 Unteraugen- und Kehlteil

Auf diesem Flurstück sind meist sämtliche Pennae völlig eingesenkt. Im Laufe des 11. Tages werden die ersten Konturfedern am distalen Rand der Flur sichtbar, und nur wenig später entsteht ein weiteres Ausbreitungszentrum rostral des Ohres. Bis zum 13. Tag treten die rostralen Pennae auf; am 14. Tag stossen ihre Reihen mit denen des Hinterkopfes zusammen, und kurz darauf erscheinen die Pennae am oberen Flurrand. Das erste Ausbreitungszentrum bildet die auffälligen Kehlfederchen des Wellensittichs, während das zweite für die caudal orientierten Pennae unterhalb des Auges und die Federn distal des Ohres, wo die beiden Zentren sich mit dem caudalen Kopfteil vermischen, verantwortlich ist. Ungefähr am 18. Tag sind alle Federscheiden aufgebrochen und am 29. Tag haben die Pennae ihre endgültige Grösse erreicht. Die Verbreitung der Filoplumae setzt während des 13. Tages am distalen Flurrand ein und schreitet langsam nach rostral, caudal und cephal fort, um am 15. Tag gegen den Schnabel vorzustossen. Am 16. Tag erreichen sie den Hinterkopf und am 17. Tag sind auch die letzten, distal des Auges gelegenen Fadenfederchen da. Etwa am 18. Tag werden die jeweils nicht in das Symmetrieggebiet gehörenden Filoplumae im distalen Flurteil sichtbar, sie treten also 4–5 Tage später auf als diejenigen des 1. Schubes und sind viel schwächer ausgebildet. Seltener stehen 2 Filoplumae auf derselben Follikelseite, diese erscheinen aber gleichzeitig und sind sich in der Form ebenbürtig. 7–9 Tage nach ihrem Auswachsen verlieren sie die Scheidenspitzchen und etwa am 30. Tag ihre basalen Dunenrami. Die Variabilität der Anzahl ausgewachsener Fadenfedern ist enorm gross (Abb. 10e,f). Bei den Albinos erreicht sie erneut nur eine Mindestzahl.

Der Ausbreitungsmodus der Pennae unterscheidet sich also auch hier von dem ihrer Filoplumae.

1.132.9 Unterflur und Seitenflur

Da die Pennaeausbreitung langsam von der Seitenflur auf die Unterflur übergreift, und die beiden Fluren in ihrem rostralen Abschnitt ohne jede Abgrenzung ineinander übergehen, werden sie zusammen besprochen.

Sämtliche Pennae wurden vom Versenkungsprozess unter die Hautoberfläche gebracht. Die ersten Pennae erscheinen am 11. Tag im caudalen Teil der Seitenflur, im Laufe des Tages setzen sich ihre Reihen lateralwärts fort; am 12. Tag greifen sie vom medialen Abschnitt der Seitenflur aus auf die Unterflur über, wo sie sich nach rostral und caudal ausdehnen. Während des 13. Tages stossen sie bis zum Unterrain vor, um am 14. Tag die ganze rostrale Partie der Fluren zu bedecken. Gegen den 15. Tag treten schliesslich noch die caudalsten Pennae der Unterflur auf. Das Wachstum der Konturfedern wird ungefähr am 31. Tag beendet. Die Ausbreitung der Filoplumae, die weitgehend der der Pennae entspricht, dauert auf der Seitenflur vom 14.–15. Tag und auf der Unterflur vom 14.–16. Tag, wobei wieder die caudalsten Fadenfedern etwas nach den rostralsten erscheinen. Die letzten Pennae und Filoplumae treten also gleichzeitig auf. Ihre basalen Dunenrami verlieren sie am 32. Tag.

Auch dieses Kapitel soll, der besseren Übersicht und Vergleichsmöglichkeit mit der embryonalen Pterylose wegen, mit einer Tabelle über erstes Auftreten und Abschluss der Ausbreitung der Dunen, Kontur- und Fadenfedern abgeschlossen werden

(Tab. 3). Besonders deutlich kommt dabei zum Ausdruck, dass Plumae, Pennae und Filoplumae gleichzeitig auszuwachsen vermögen; die Gliederung in eine 1., 2. und 3. Federfolge, wie es während der Embryonalperiode der Fall war, also nicht mehr durchgeführt werden kann.

Tab. 3

Alter	1. D	D kompl.	1. KF	KF kompl.	1. FF	FF kompl.
6. petg	Schenkel	HRF —	—	—	—	—
7. petg	VRF UF SF	—	—	—	—	—
	KT SUF					
8. petg	UTG KET	Schenkel SF	Flügel aus.	—	—	—
	Flügel aus.	HRF VRF SUF				
		KTUTGKET				
9. petg	SCHWF	UF	SUF	—	—	—
10. petg	Flügel inn.	—	Schenkel	—	—	—
			SCHWF KT			
11. petg	Bürzel	Bürzel	HRF VRF SF	SCHWF	—	—
		SCHWF	UTG KET			
		Flügel aus.	Flügel inn.			
12. petg	—	—	UF	SUF Schenkel	Flügel aus.	—
13. petg	—	Flügel inn.	—	—	Schenkel	—
					HRF VRF SUF	
					UTG KET	
14. petg	—	—	—	UTG KET	SF UF	—
				VRF SF	SCHWF	
15. petg	—	—	—	UF Flügel	KT	SF SUF
				aus.		Schenkel
16. petg	—	Aftergegend	—	—	Flügel inn.	HRF UF VRF
						SCHWF
17. petg	—	—	—	HRF KT	—	KT
18. petg	—	—	—	—	—	UTG KET
19. petg	—	—	—	Flügel inn.	—	Flügel aus.
						Flügel inn.

1.2 Die Stellungs- und Symmetrieverhältnisse der Pennae und ihrer Filoplumae

Die von FEHRINGER (1912), GERBER (1939), MAILLARD (1948) und v. PFEFFER (1951, 1952) beschriebenen Gesetzmässigkeiten der Anordnung und Symmetrie der Konturfedern und ihrer zugehörigen Fadenfedern können auch für *Melopsittacus* bestätigt werden.

So gilt nach FEHRINGER (1912) für die Hauptfluren der Adulttiere:

- Median stehende, caudal orientierte Pennae besitzen beidseitig Filoplumae.
- Von der Medianen abgekehrte Pennae weisen auf ihrer Medianseite Filoplumae auf.
- Bei der Medianen zugewandten Pennae stehen die Filoplumae auf der Lateralseite.
- Sind nicht median liegende Pennae beidseitig von Filoplumae begleitet, so ist die Follikelseite, welche nach obigem Gesetz allein Filoplumae haben sollte, durch stärkere oder zahlreichere Filoplumae ausgezeichnet (Abb. 11 b–d, 12 e, f).

Diese Ausführungen lassen sich beim Studium der Embryonalpterylose von *Melopsittacus* folgendermassen erweitern:

Die Filoplumae der Gruppe a) werden stets gleichzeitig angelegt, während bei der Gruppe d) immer diejenigen Filoplumae, welche in das Symmetriegerbiet gehören, zuerst auftreten. Stehen aber zwei Filoplumae auf derselben Follikelseite, so erscheinen sie zur selben Zeit und weisen den gleichen Ausbildungsgrad auf, auch postembryonal (Abb. 10a-f).

Durch diese Gesetzmässigkeiten lässt sich die spätere Richtung der Pennae schon beim Embryo erkennen. Stehen auch beidseitig der Konturfeder Fadenfedern, so zeigt sich doch im Gange der Pterylose, welche Stellung die Konturfeder beim Adultvogel einnehmen wird: denn ist sie parallel zur Körperachse orientiert, werden, wie gesagt, ihre beiden Fadenfedern gleichzeitig angelegt.

Durch diese Ergebnisse erhalten die von GERBER (1939) in Bezug auf die Fadenfedernverteilung gefundenen Symmetrieachsen seiner Anlagezentren eine neue Bedeutung. Diese Symmetrielinien weisen also stets auf eine wechselnde Orientierung der Pennae innerhalb eines Zentrums hin.

Dieser Befund ist besonders wertvoll für die Analyse der polytopen Fluren, denn so lassen sich beispielsweise bei der Kopffur bereits embryonal die auffälligen Kehlfederchen eindeutig von den übrigen Pennae abgrenzen (Abb. 10a-d).

HOLMES hat bereits 1935 bei der Untersuchung des Musters und der Gestalt des Adultgefieders beim *braunen Leghornhuhn* festgestellt, dass die dabei erhaltenen Symmetrielinien auf die primordialen Anlagereihen, die im allgemeinen parallel der Körperachsen verlaufen, zurückzuführen seien.

GERBER (1939) wies nach, dass seine für die Fadenfedernverteilung gefundenen Symmetrieachsen den ersten innerhalb eines Zentrums auftretenden Federreihen entsprachen, also mit den von HOLMES (1935) beschriebenen Symmetrielinien übereinstimmten.

Für die meisten Fluren lassen sich diese Angaben, die von MAILLARD (1948) gestützt werden, bestätigen; aber beim Wellensittichembryo erscheinen gerade die die Symmetrieachse bildenden, median gelegenen Preapennae des Kopfteils als letzte.

1.3 Ergebnisse des morphologischen Teiles

Bei *Melopsittacus* entwickeln sich bis zum Schlüpfstag alle jene Pennae, welche am späteren 9. e-Tag im späten Höckerstadium waren, zu Nestlingsdunen. Eine Ausnahme bilden die Remiges und Maj., deren Wachstum erst einige Zeit darauf einsetzt. Diese letzteren Pennae und die Rectrices werden später leicht eingesenkt, ihre vorstehende Spitze kann aber trotzdem zu den Embryonaldunen gezählt werden. In Frage gestellt bleibt aber, ob diese beiden Nestlingsdunentypen morphologisch gleichwertig sind (BROMANN 1941, BURCKHARDT 1954).

Da ausser diesen Nestlingsdunen alle anderen Federn im Schlüpfmoment unter der Haut versenkt sind, wird es verständlich, dass lange geglaubt wurde, der Embryo besitze viel weniger Federn als der geschlüpfte Jungvogel (HEINROTH 1931). In der vorliegenden Arbeit wird nun gezeigt, dass die Pennaezahl beim Embryo und Altvogel, sowohl beim normalgefärbten Tier als auch beim Albino innerhalb individueller Grenzen dieselbe ist (Tab. 4). Diese Zahlkonstanz der Pennae wurde bei normalgefärbten Tieren schon früher festgestellt (HOLMES 1935 für *Gallus*, GERBER

1939 bei den *Alectoromorphae*, BURCKHARDT 1954 für *Pica pica* und KUHN und HESSE 1957), doch Albinos wurden offensichtlich noch nie untersucht, obwohl gerade sie für das Verständnis der Gefiedermorphogenese sehr aufschlussreich sein könnten. Besonders bemerkenswert ist dabei die Tatsache, dass die 2. und 3. Federfolge beim Albino stark reduziert ist, und zwar embryonal wie postembryonal, denn auf irgendeine Art und Weise muss der Albinovogel diesen Federmangel kompensieren.

Tab. 4. Die Zahl der Konturfedern in der hinteren Rückenflur.

	Embryo normal	Embryo Albino	Altvogel normal	Altvogel Albino
M $\pm$ s	101,2 $\pm$ 5,6	104,2 $\pm$ 5,8	102,7 $\pm$ 8,2	101,8 $\pm$ 5,7

Im Gegensatz zu den Befunden von GERBER (1939) für die *Alectoromorphae* und von KUHN und HESSE (1957) für verschiedene *Taubenrassen*, liegt die Plumae- und Filoplumaezahl der adulten *Wellensittiche* weit unter derjenigen der Embryonen, und zwar bei den normalgefärbten wie auch bei den albinotischen Tieren. Die 2. und 3. Folge erfährt also während den Erscheinungen des Schlüpfmomentes eine Reduktion und wird nicht nur transitorisch eingesenkt wie die Pennae. Mit der Untersuchung dieser Einsenkungs-, Verschluss- und Reduktionsmechanismen wäre es vielleicht möglich, das Problem der Gefiederphylogenese neu zu beleuchten. Wie Tab. 1 illustriert, ist beim Embryo in einer bestimmten Integumentsregion die Ausbreitung einer Federfolge abgeschlossen, bevor die nächste auftritt. Nach KOECKE und KUHN (1962) erlöschen die Potenzen zur Bildung einer bestimmten Federfolge nach einiger Zeit. Wenn die nächste Folge entsteht, sind also gewisse Bildungsfähigkeiten verloren gegangen. Diese Einschränkung ist die Voraussetzung dazu, dass überhaupt eine andersartige Folge entstehen kann. Das Auftreten der neuen Anlagen braucht nicht dem Entstehungsmuster der vorangegangenen zu entsprechen und ist auch vom Entwicklungsgrad der ersten Folge völlig unabhängig. Dieser letztere Befund, der auch bei *Melopsittacus* zutrifft, spricht eindeutig gegen die von GERBER (1939) und MAILLARD (1948) vertretene Ansicht, die einen bestimmten Entwicklungszustand der vorangegangenen Folge voraussetzt. Interessant ist beim *Wellensittich*, dass die Dunenbildung im Gegensatz zu GERBER (1939), MAILLARD (1948) und KOECKE und KUHN (1962) in einem Schub abläuft, also stets alle Dunen in einem bestimmten Hautbezirk gleich alt sind, während die Filoplumae je nach Hautregion und ihrer Lage innerhalb dieses Abschnittes in 2 Schüben erscheinen können.

Von diesen embryonalen Bildungsprozessen müssen die postembryonalen Wachstums- und Differenzierungsvorgänge unterschieden werden, die sich an bereits gebildeten Anlagen abspielen (KOECKE und KUHN 1962). Wie Tab. 3 zeigt, ist nach dem Schlüpfen die embryonale Phasenabgrenzung aufgehoben, alle 3 Federfolgen können gleichzeitig auswachsen; die Einteilung der Federn in 1., 2. und 3. Folge ist also postembryonal nicht mehr sinnvoll. Die Unterscheidung dieser embryonalen Bildungsgesetze von den postembryonalen Wachstumsvorgängen ist von grösster Wichtigkeit, um überhaupt eine Untersuchung über die Reihenfolge der auftretenden Federanlagen durchführen zu können. So schreibt noch BURCKHARDT (1954): «...diese verschiedenen Wachstumsgesetze sind schwer zu verstehen...», wobei er übersieht,

dass es sich nur postembryonal um eigentliche Wachstumsprozesse handelt, während es beim Embryo eben Federbildungsvorgänge sind. Jetzt wird auch verständlich, weswegen die definitiven Federn nicht unbedingt in den primordialen Anlagereihen zuerst auswachsen müssen, sondern «neuen in Hinsicht auf den Endzustand gerichteten, funktionellen» Wachstumsgesetzen folgen können. Es gilt:

1. Pennae mit sehr langer Wachstumsdauer erscheinen früh in der Postembryonalzeit. Bei *Melopsittacus* die Rectrices, Remiges und Maj., die caudalen Pennae der Schulter- und der hinteren Rückenflur wie die distalsten des Oberschenkels.
2. Pennae mit einer frühzeitig zu erfüllenden Funktion werden beim Auswachsen stark gefördert. So erscheinen die Pennae auf dem dunenfreien Scheitel bereits am 10. Tag, obwohl sie beim Embryo als letzte angelegt wurden. Auch die Pennae, die das Ohr umschliessen und ihm so Schutz gewähren, eilen in der Entwicklung ihrer Umgebung voraus.
3. Pennae, die in der frühen Postembryonalzeit nicht unbedingt notwendig zu sein scheinen, wachsen spät aus: die Pennae im Schnabelwinkel, auf der Flügelunterseite und die lateralsten, von den Flügeln bedeckten Konturfedern der hinteren Rückenflur wie die im Nacken gelegenen. Diese letztere Beobachtung wurde auch von KUHN und HESSE (1957) bei der *Haustaube* gemacht.

Durch eine neue Untersuchung der von FEHRINGER (1912), GERBER (1939), MAILLARD (1948) und v. PFEFFER (1951, 1952) beschriebenen Gesetzmässigkeiten der Anordnung und Symmetrie der Pennae und ihrer zugehörigen Filoplumae konnte gezeigt werden, dass die dabei gefundenen Symmetrielinien (nach GERBER 1939) eine wechselnde Orientierung der Pennae innerhalb einer Flur anzeigen. Durch diesen Befund lässt sich die polytope Kopfflur deutlich in Kopf-, Kehl- und Unteraugenteil gliedern, und zwar embryonal wie auch postembryonal. Die Frage, die schon von BURCKHARDT (1954) aufgeworfen wurde, stellt sich somit erneut: Ist die Kopfflur wirklich «eine Flur», oder verbirgt sich hinter diesem Ausdruck nicht eine Körperzone, die in Fluren aufzuteilen wäre, also in Kehl-, Kopf- und Unteraugenflur.

2. Histologischer Teil

2.1 *Gestalt und Genese der Filoplumae und der sie umgebenden Hülle*

2.11 Die spezielle Morphologie der Filoplumae

Seit NITZSCH (1840) die Filoplumae als fadenartige Gebilde, mit sehr dünnem, starrem Kiel, durchscheinendem Schaft, sehr feinen starren runden Ästen und kurzen fadenartigen Strahlen, ohne Häkchen und Knötchen, beschrieb, beschäftigten sich manche Autoren mit diesem Organ. So KLEE 1886 und GADOW 1893, die NITZSCHS Darstellung bestätigten; DE MEIJERE 1895, welcher die Fadenfedern als Rudimente aus phylogenetisch früheren Stadien auffasste; FEHRINGER 1912, der hauptsächlich ihre Anordnungsverhältnisse untersuchte; CHANDLER 1916, welcher den feineren Bau der Fadenfedern studierte; EWART 1921, der sie als degenerierte Federn betrachtete; HEMPEL 1931, welcher sie für zum mindesten im gegenwärtigen Zustand nutzlose Elemente hielt; GERBER 1939 und schliesslich v. PFEFFER 1951, 1952, um nur die wichtigsten zu nennen.

Da v. PFEFFER (1951, 1952) Gestalt und Morphogenese der Filoplumae bei *Columba livia domestica* ausführlich beschrieben hat, wird an dieser Stelle nur auf die Charakteristika der Filoplumae von *Melopsittacus* hingewiesen.

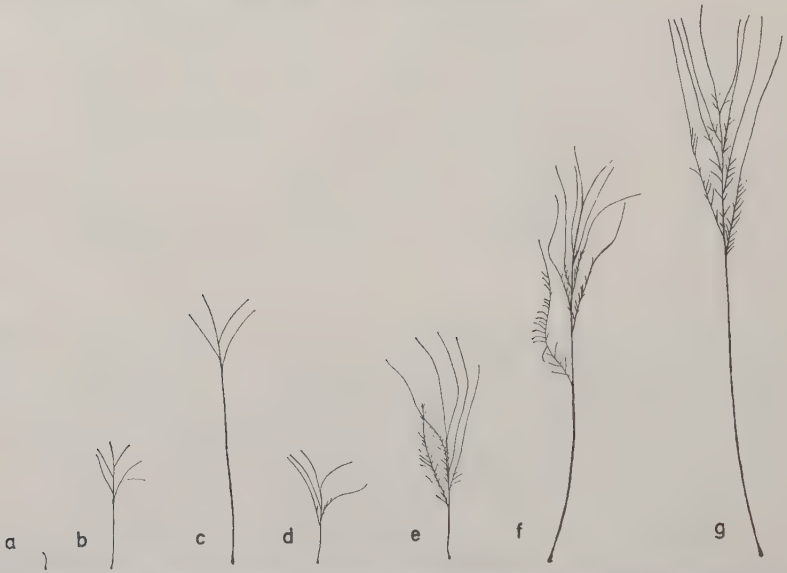


Abb. 15. Verschiedene Filoplumatypen. a Filopluma einer Dunc, b-g Filoplumae von Schwingen.

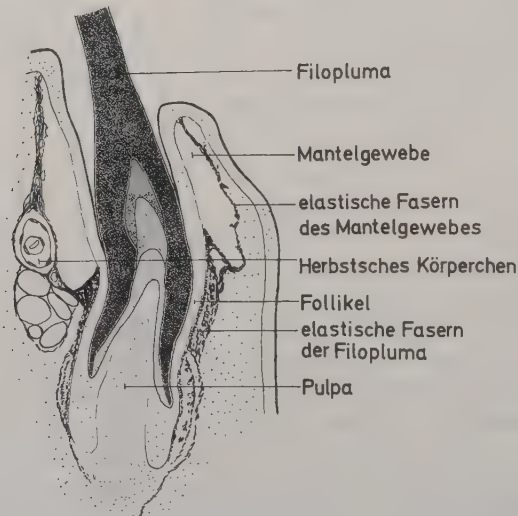


Abb. 16. Schematisierter Längsschnitt durch die Basis einer Filopluma.

Die Länge der Fadenfedern, welche mit Dunen vergesellschaftet sind, schwankt zwischen $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ mm. Ihre Gestalt ist fadenartig (Abb. 15a), oder ihre Spitze ist einfach gegabelt; Radii fehlen stets. Die Filoplumae, welche bei den Pennae stehen,

sind wesentlich länger, nämlich 3–15 mm; sie besitzen 3–9 Rami, die hie und da einige wenige Radii tragen. Ihre Gestalt und Länge variiert innerhalb einer Flur stark, besonders augenfällig ist dies Phänomen bei den Schwingen, wie Abb. 15b–g zeigt.

Der Follikel der Filoplumae, an dem, wie bereits v. PFEFFER (1951, 1952) bemerkte, keine Muskelfasern ansetzen, steckt in einer Hülle aus elastischem Material (Abb. 16). In seinem distalen Teil schiebt sich ein Gewebemantel zwischen den Follikel und dessen elastische Hülle, welcher eine vom Corium stark differierende Struktur aufweist. v. PFEFFER (1951, 1952) verneinte den Zusammenhang von Herbstschen Körperchen mit den Filoplumae, aber bei *Melopsittacus* liegen in das elastische Fasernetz eben dieses vorderen Teiles eingebettet jene Nervenendkörperchen, deren Funktion noch heute umstritten ist.

2.12 Die Entwicklung der Filoplumae

Wie im morphologischen Teil gezeigt wurde, sind in der Oberschenkelflur am 10. e-Tag die Praepennae von ihren Ringwülsten umgeben. Im Schnittbild lässt sich diese Erscheinung durch eine Zellanhäufung im Corium, an der Stelle, wo die Meso-

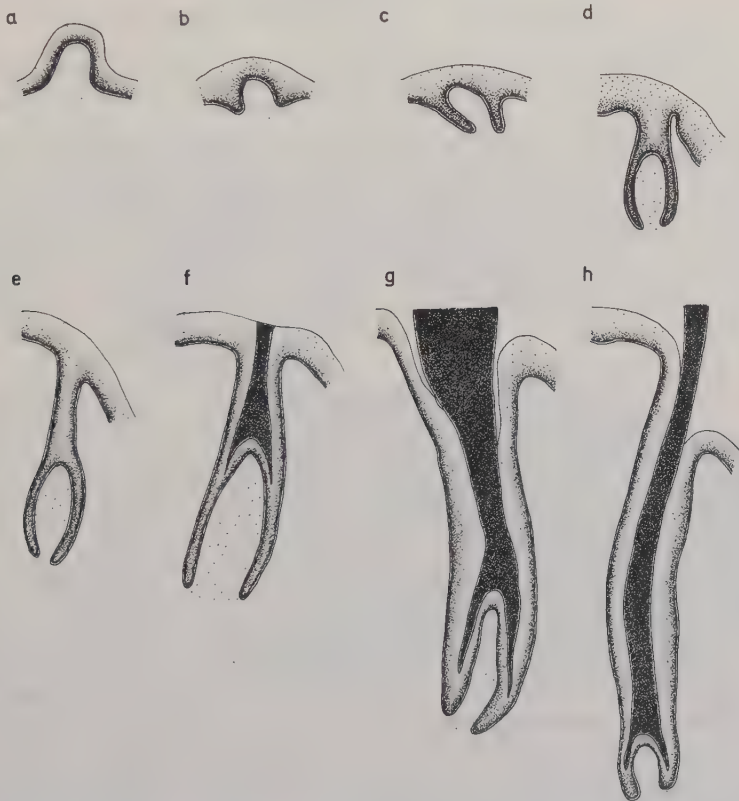


Abb. 17. Die Entwicklung einer Filopluma, Schema. a–f Oberschenkelflur, g, h Unteraugenteil.
a 12. e-Tag, b 14. e-Tag, c 15. e-Tag, d Schlüpfstag, e 5. pe-Tag, f 15. pe-Tag, g 34. pe-Tag,
h 42. pe-Tag.

blasten der Praepennae an die Epidermis grenzen, nachweisen. An den folgenden beiden Tagen, wo makroskopisch die Praefiloplumae sichtbar werden, verstärkt sich diese Bildung (Abb. 17a); aber histologisch sind bei diesem Stadium die Ringwülste der Praepennae nicht von den künftigen Praefiloplumae zu unterscheiden. Zahlreiche Mitosestadien, in der Pulpa wie im Stratum germinativum, weisen auf eine starke Aktivität hin. Eingewanderte Blutkapillaren sorgen für die Ernährung des Feder-

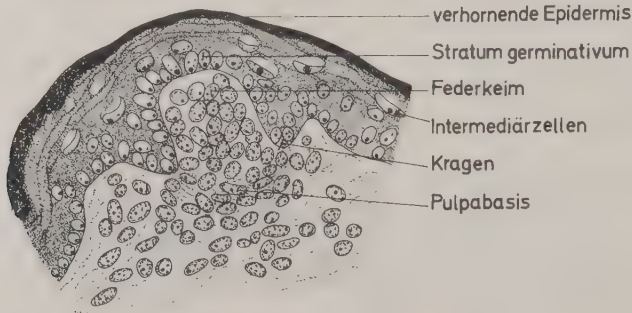


Abb. 18. Filopluma aus der Oberschenkelflur, 14. e-Tag, Längsschnitt.

keimes. Vom 14. e-Tag an wächst die Epidermis in das Corium ein und formt so den Federfollikel (Abb. 17b, 18). Zwei Tage später beginnt der Federkeim sich langsam in die tieferen Regionen des Coriums zu verlagern; von diesem Zeitpunkt an sind die Praefiloplumae nur noch im Schnitte nachzuweisen. Wie Abb. 17d verdeutlicht, ist dieser Einsenkungsprozess im Gegensatz zum «amniotischen» Verschluss, wie ihn die 1. und 2. Federfolge erfährt, nicht auf den Schlüpfmoment abgestimmt; am 3. pe-Tag ist die Federanlage nämlich weit tiefer in die Lederhaut eingewachsen als am Schlüpftag, und erst nach weiteren 2 Tagen ist eine maximale Einsenkungsstufe erreicht (Abb. 17e).

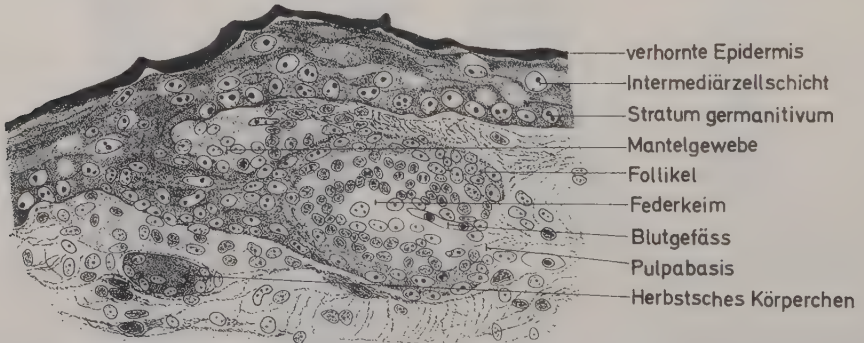


Abb. 19. Filopluma mit Herbstschem Körperchen aus der Oberschenkelflur, 3. pe-Tag, Längsschnitt.

Die Differenzierung des Fadenfederkeimes, welche bis zum 3. pe-Tag noch recht wenig fortgeschritten war (Abb. 19), setzt nun ein. Gegen den 9. pe-Tag wächst die Pulpa langsam in Richtung Epidermis vor (Abb. 20); die Federspitze verhornt (Abb. 17f, 21), und nun bildet sie den Verschluss des Federporus. Noch braucht der

Federkeim das feuchte Entwicklungsmedium, denn erst am 13. pe-Tag werden die Filoplumae der Oberschenkelflur über die Haut vorstossen.

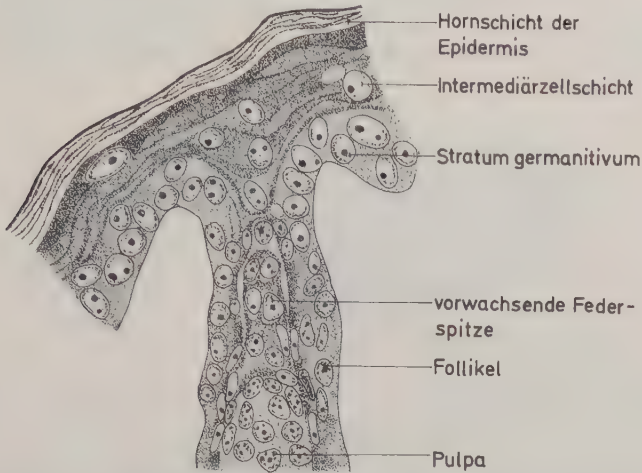


Abb. 20. Längsschnitt durch die Spitze einer auswachsenden Filopluma aus der Oberschenkelflur, 9. pe-Tag.

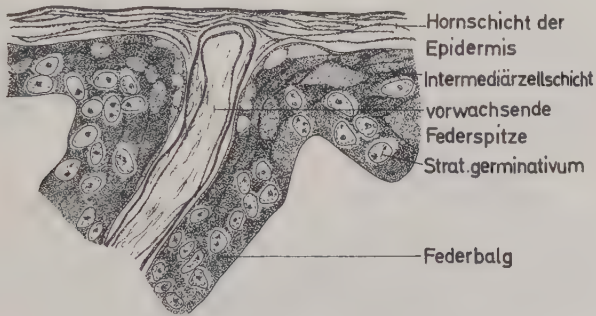


Abb. 21. Längsschnitt durch die Spitze einer etwas weiter vorgewachsenen Filopluma als in Abb. 20, Unteraugenteil, 10. pe-Tag.

Aus technischen Gründen dienen zur weiteren Besprechung der Filoplumaeentwicklung Vertreter des Unteraugenteiles. Ihre Follikel sind etwas grösser als diejenigen der Oberschenkelflur, und sie erscheinen einen Tag später an der Hautoberfläche, also am 14. pe-Tag. Am 15. pe-Tag sind die Intermediärzellschichten bis weit in den Kragen hinein verhornt, doch bilden sie noch eine zusammenhängende Platte, welche wenig später reissen wird (Abb. 22). In den folgenden Tagen zieht sich die Pulpa weiter und weiter zurück während die Verhornung der Feder stetig fortschreitet. Am 23. pe-Tag hat sich die Form der Pulpa grundlegend verändert. Hatte sie noch kurz vorher die Gestalt eines stumpfen Kegels, dessen Durchmesser sich zur Höhe wie 1:3 verhielt, so ist seine Basis nur mehr halb so gross, während die Höhe vorläufig noch unverändert bleibt (Abb. 17g). Der Porus wird in dieser Zeit sehr stark

gedehnt, da ja die sich entwickelnde Filopluma Dunenrami besitzt, welche aber nach Abschluss des Federwachstums verloren gehen (Abb. 17g). Sind sie abgestossen, so schmiegt sich die Follikelwand wieder lückenlos an den schlanken Fadenfedernschaft. Gegen den 47. pe-Tag ist die Funktionsphase des federbildenden Gewebes abgeschlossen, die Pulpa ist in den Ruhezustand übergegangen (Abb. 17h).

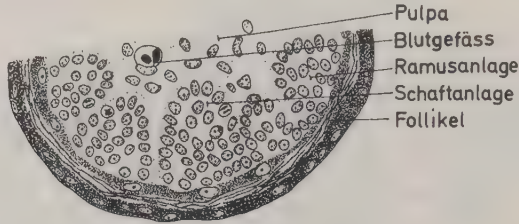


Abb. 22. Filopluma aus dem Unteraugenteil, quer, 15. pe-Tag.

2.13 Die Differenzierung des die Filoplumae umhüllenden Bindegewebemantels

Wie gesagt, ist zwischen dem distalen Abschnitt des Federfollikels und dem umgrenzenden elastischen Fasersystem ein Bindegewebemantel eingeschoben. In seiner Struktur hat er grosse Ähnlichkeit mit dem gallertigen Bindegewebe des Nabelstranges, der Whartonschen Sulze. Die Zellen beider Gewebe sind im ausdifferenzierten Zustand abgeflachte, sichel- bis sternförmige Elemente, deren Fortsätze untereinander in Verbindung stehen. Nur noch ausnahmsweise sind Rundzellen im Maschenwerk dieses Zellgitters zu finden (Abb. 23). Die amorphe Grundsubstanz, welche durch die Fixation granuliert erscheint, ist von feinen Bindegewebefasern durchzogen, die dem Auffangen von Zugspannungen dienen (BARGMANN 1962).

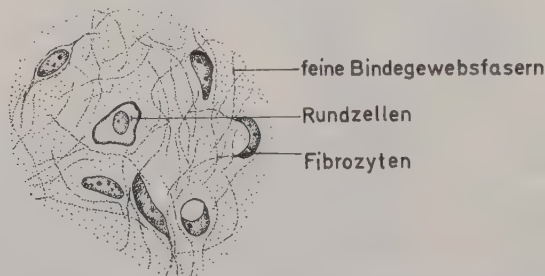


Abb. 23. Ausschnitt aus dem Mantelgewebe, Altvogel.

Im Gegensatz zum Nabelstrang ist das gallertige Gewebepolster, das die Filoplumae umgibt, eine rein postembryonale Bildung; seine Differenzierung setzt erst 3 Tage nach dem Schlüpfen ein. Bis dahin verlief seine Entwicklung synchron mit dem Corium. Höchstens deutete eine etwas grössere Kerndichte in Federnähe auf eine Besonderheit jenes Gewebeabschnittes hin.

Vom 3. pe-Tag an verwischen sich in diesem Gebiet die Konturen der Bindegewebefasern langsam (Abb. 19), ebenso nimmt ihre Färbbarkeit mit sauren Farbstoffen ab, bis am 9. pe-Tag ein Zustand vorliegt, der an Mesenchym erinnert. Die Kerne sind meist rundlich-oval mit zwei Nucleoli, dazwischen liegen längliche,

chromatinreichere Formen mit nur einem Nucleolus (Abb.24a). Gegen den 15. pe-Tag durchziehen feine kollagene Fäserchen den Gallertmantel. Schön zu sehen ist von jetzt an, wie die Zellen mit ihren Ausläufern untereinander in Verbindung stehen. Ein Teil der bindegewebigen Kerne beginnt sich abzuflachen, um wenig später die definitive sichel- bis sternförmige Gestalt anzunehmen. Manche Kerne vom rundlichen Typus

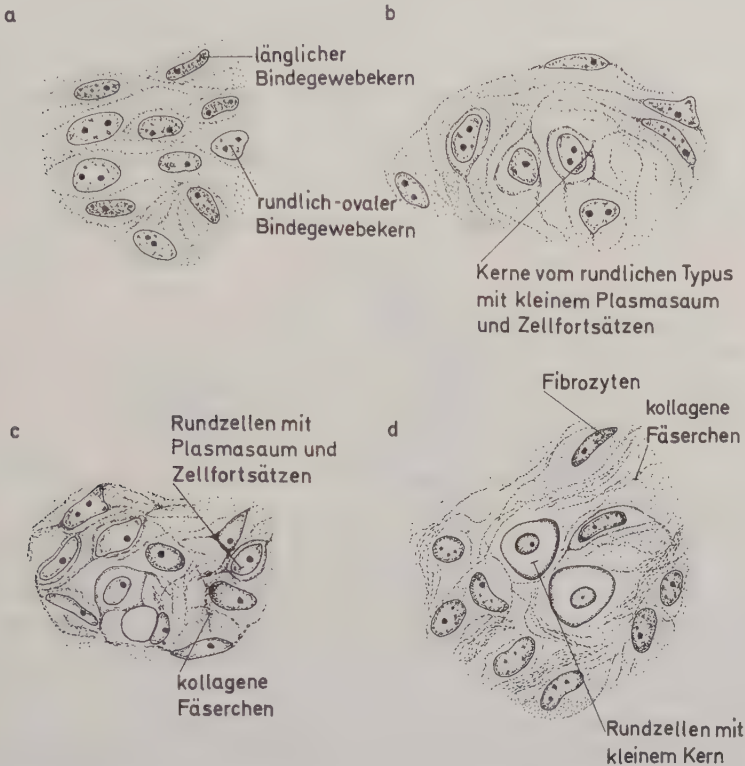


Abb.24. Ausschnitt aus dem Mantelgewebe, a Oberschenkelflur, b-d Unteraugenteil, a 9. pe-Tag, b 15. pe-Tag, c 18. pe-Tag, d 34. pe-Tag.

umgeben sich mit einem schmalen Plasmaum (Abb.24b), der in der folgenden Zeit wesentlich an Umfang gewinnt. Am 18. pe-Tag enthalten diese Rundzellen im allgemeinen nur mehr einen Nucleolus; ebenso ist ihr Chromatingerüst nicht mehr so deutlich sichtbar (Abb.24c). Gegen den 23. pe-Tag ziehen sie ihre Plasmafortsätze ein, um nun völlig isoliert im Maschenwerk des Mantelgewebes zu liegen. Ihr Kern ist leicht geschrumpft und erscheint so viel dichter und kompakter. Die Differenzierung der Rundzellen ist am 34. pe-Tag abgeschlossen (Abb.24d). In diesem Alter sind sie recht häufig zu finden, beim Altvogel kommen sie, wie erwähnt, nur noch ausgesprochen selten vor.

Das gallertige Mantelgewebe wie auch die Fadenfeder werden von einem elastischen Fasernetz eingehüllt. Obwohl sich das gallertige Gewebepolster schon am 9. pe-Tag scharf vom Corium abhebt, erscheinen die ersten umgrenzenden Faser-elemente erst am 12. pe-Tag, und nur weitere 3 Tage später, am 15. pe-Tag, lässt es

sich mit Resorcin-Gentianaviolett anfärben. Seine Elastikastruktur entsteht also recht spät in der Postembryonalzeit.

2.2 Die Federn und ihre zugehörigen Herbstschen Körperchen

2.21 Die Zuordnung der Herbstschen Körperchen zu den 3 Federfolgen

1850 machte WILL seine inzwischen wiederholt bestätigte Entdeckung, dass die Schwung- und Schwanzfedern öfters von mehreren Herbstschen Körperchen begleitet sind. SCHILDMACHER (1931) fand dann bei *Oenanthe oenanthe* L., dass in den Fluren nicht alle Pennae Herbstsche Körperchen besitzen, dafür einige deren mehrere, wie es auch bei *Melopsittacus* der Fall ist.

Für die Plumae liessen sich bis jetzt noch nie mit ihnen in Verbindung stehende Herbstsche Körperchen nachweisen.

Nach v. PFEFFER (1952) entbehren auch die Filoplumae der Nervenendkörperchen; nur bei einigen Formen sah sie welche in ihrer Umgebung. Bei *Melopsittacus* sind nun im Gebiet des Mantelgewebes Herbstsche Körperchen in das elastische Fasernetz, welches die Filoplumae umhüllt, eingebettet (Abb.16). Niemals setzen sie aber direkt am Balg der Filopluma an, wie es bei den Pennae der Normalfall ist. Selbst in der frühen Postembryonalzeit, wenn das Mantelgewebe noch völlig undifferenziert ist, liegen die Anfangsstadien der Herbstschen Körperchen zwar nahe, aber doch im Abstand von den Fadenfedern (Abb.19); sie werden also nicht etwa sekundär durch den entstehenden Gallertmantel von der Filopluma weggedrängt.

2.22 Bau und Entwicklung der Herbstschen Körperchen

Über Bau und Entwicklung dieser Nervenendkörperchen liegt eine derart grosse Zahl eingehender Arbeiten vor, dass an dieser Stelle nur auf einige Veröffentlichungen mit ausführlichen Literaturangaben über die früheren, grundlegenden Werke hingewiesen wird.

CLARAS (1925) und SCHILDMACHERS (1931) Studien orientieren vorwiegend über Bau und Genese der Herbstschen Körperchen der Vögel, während die Pacinischen Körperchen der Säuger von PEASE und QUILLIAM (1957) mit Hilfe der Elektronenmikroskopie und von CAUNA und MANNAN (1958, 1959) mit den herkömmlichen histologischen Methoden untersucht wurden.

Zur Beschreibung des Baues und Entwicklungsganges der Herbstschen Körperchen von *Melopsittacus* dienen Pennae begleitende Formen aus der Oberschenkel- und der hinteren Rückenflur wie dem Unteraugenteil.

Am 15. e-Tag treten entlang des die Pennae umfassenden Nervengewebes Kernanhäufungen hervor, die als Anfangsstadien von Herbstschen Körperchen aufzufassen sind (Abb.25). Wie es CAUNA und MANNAN (1959) für die Pacinischen Körperchen

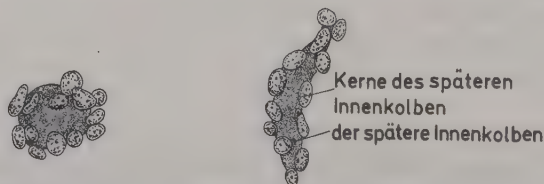


Abb. 25. Herbstsche Körperchen aus der Oberschenkelflur, 15. e-Tag, links Querschnitt, rechts Längsschnitt.

der menschlichen Hand beschrieben haben, bildet zu diesem Zeitpunkt einzig dieses Nervengewebe mit seinen Kernverdichtungszone das Herbstsche Körperchen; bindegewebige Elemente sind noch nicht beteiligt.

Am folgenden Tag hat sich die Situation nicht wesentlich geändert; einzig zahlreiche Mitosestadien weisen auf eine starke Aktivität hin. Einige leicht abgeflachte Bindegewebekerne in der nächsten Umgebung des Körperchens lassen die ersten Anfänge einer Kapselbildung ahnen. Bis gegen den Schlüpfmoment zeigt es sich dann, dass, wie bei den Pacinischen Körperchen (CAUNA und MANNAN 1959), die Anfangsstadien vom 15. e-Tag den Innenkolben des reifen Rezeptors bilden werden, während das umhüllende Bindegewebematerial das Lamellensystem aufbaut. Der Durchmesser des Innenkolbens bleibt zeitlebens unverändert, nämlich zwischen 0,0125 bis 0,0150 mm. Interessanterweise ist der entsprechende Wert der Zungenkörperchen mit 0,0127 mm gleich gross, obwohl ihr Lamellenmantel nur ungefähr ein Drittel der Hautkörperchen beträgt.

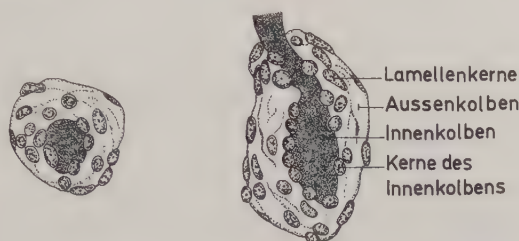


Abb. 26. Herbstsche Körperchen aus der Oberschenkelhaut, Schlüpftag, links Querschnitt, rechts Längsschnitt.

Am Schlüpftag (Abb. 26) haben sich Bindegewebeelemente, deren Kerne gegen die Peripherie der Körperchen hin stark abgeplattet sind, um den Innenkolben gelegt und bilden so die ersten Lamellen. Die Kerne des Innenkolbens ordneten sich unterdessen in ihrer charakteristischen Weise in zwei Längsreihen an. Die Herbstschen Körperchen gliedern sich also stets klar. Dies steht im Gegensatz zu SCHILDMACHERS (1931) Befund beim *Hühnchen*, der besagt, dass bei den frühesten Stadien keine Differenzierung in Innen- und Aussenkolben zu erkennen sei.

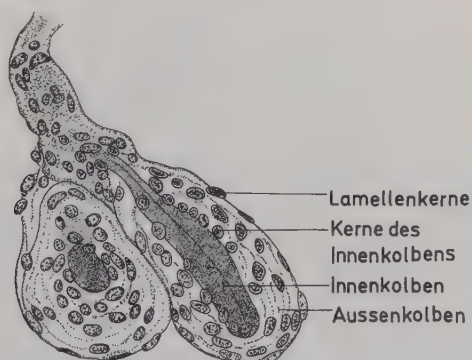


Abb. 27. Herbstsche Körperchen aus der Oberschenkelhaut, 3. pe-Tag.

In den folgenden Tagen nimmt der lamelläre Teil, der überaus kernreich ist, stetig an Umfang zu (Abb. 27).

Gegen den 6. pe-Tag verdichten sich die äussersten lamellären Schichten und bilden so die Kapsel des Körperchens. Bereits an diesem Tag lassen sich mit Resorcin-Gentianaviolett in der Kapselschicht, und nur in dieser, elastische Fasern nachweisen. Wie im Laufe der Genese zu erkennen ist, sind die Herbstschen Körperchen des *Wellensittichs* in ein Netz aus elastischem Material gehüllt, dessen Fäserchen sich in der Kapselschicht verankern. Damit wird die Streitfrage, ob tatsächlich elastisches Material in den Kapseln vorkomme, wie es MICHAILOW (1909), SCHUMACHER (1911) und CLARA (1925) behaupten, während sich CAUNA (1956), PEASE und QUILLIAM (1957) so wie CAUNA und MANNAN (1959) dagegen aussprachen, wenigstens für *Melopsittacus* positiv entschieden.

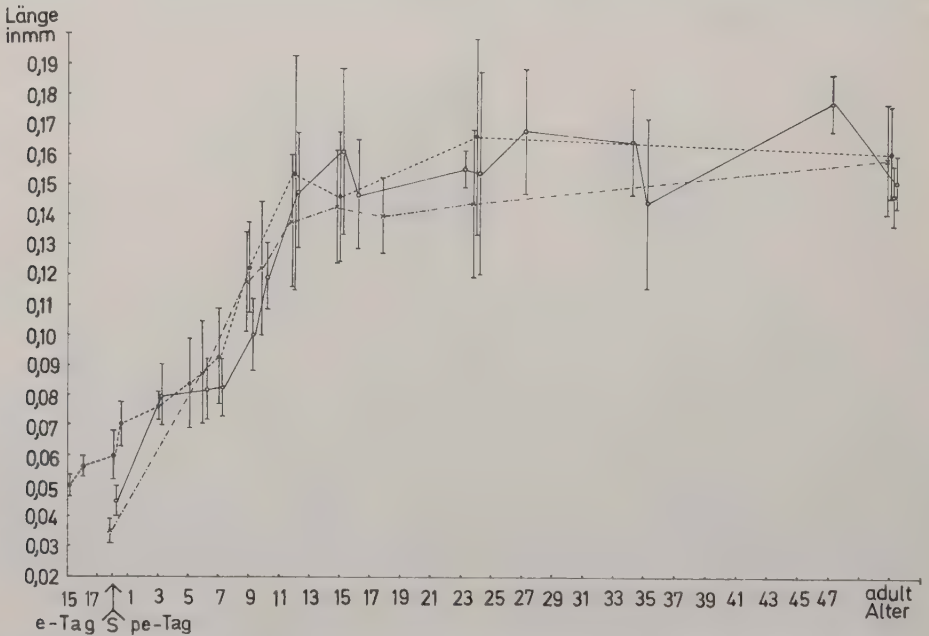


Abb. 28a. Längenwachstum der Herbstschen Körperchen in der hinteren Rückenflur, der Oberschenkelflur und dem Unteraugenteil. Zeichenerklärung zu den Abb. 28a, b. • Herbstsche Körperchen der Oberschenkelflur, ○ Herbstsche Körperchen des Unteraugenteiles, × Herbstsche Körperchen der hinteren Rückenflur, S Schlüpfstag.

In den nächsten Tagen nehmen die Herbstschen Körperchen in allen drei untersuchten Fluren sprunghaft an Grösse zu, um zwischen dem 12.–15. pe-Tag ihr Wachstum zu beenden. Obwohl die Pennae je nach Flur eingesenkt oder als Nestlingsdunen ausgebildet waren und auch zu verschiedenen Zeitpunkten auswuchsen, sind die Wachstumsraten der zugehörigen Herbstschen Körperchen nicht signifikant voneinander verschieden (Abb. 28a, b).

Nach dem 15. pe-Tag verstärkt sich die Kapsel nicht mehr; sie bleibt 5–6schichtig. Die Lamellen- wie auch die Kapselkerne nehmen nun langsam ab, um aber erst beim

Adultvogel ihre endgültige Zahl, die nach CLARA (1925) beim Vogel stets viel geringer ist als beim Säuger, zu erreichen.

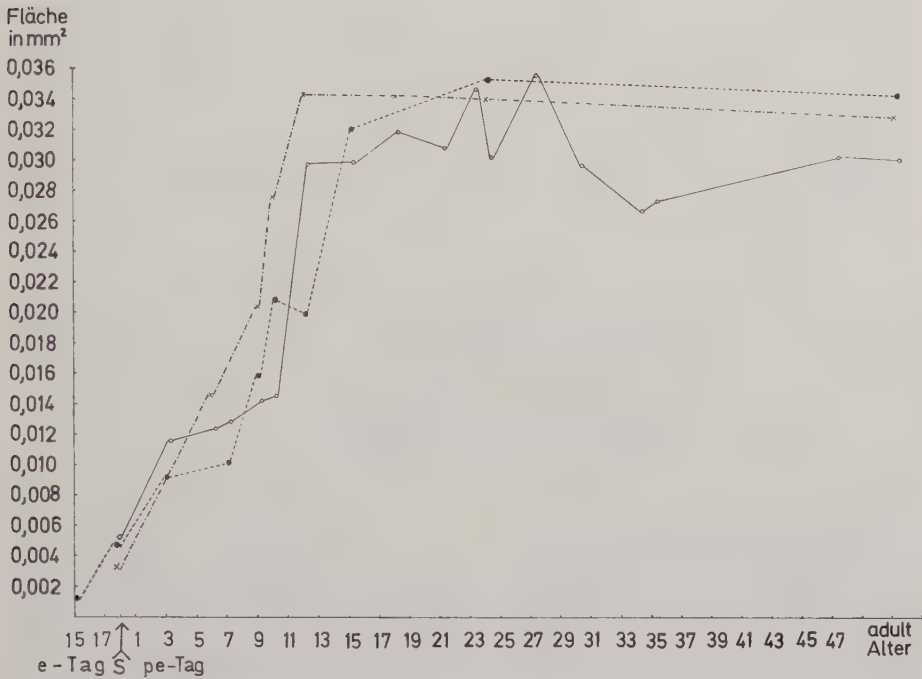


Abb. 28b. Flächenzunahme der Herbstschen Körperchen der hinteren Rückenflur, der Oberschenkel- flur und des Unteraugenteiles, wobei ihre Fläche als Ellipse angenommen wurde und nach der Formel $F = \pi \cdot a \cdot b$ berechnet wurde (a = grosse Halbachse, b = kleine Halbachse, F = Fläche).

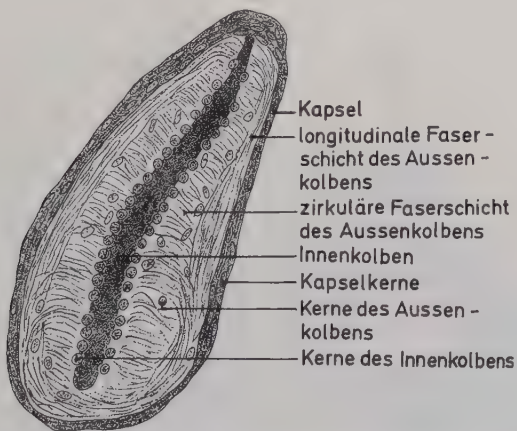


Abb. 29. Herbstsches Körperchen aus dem Unteraugenteil, leicht schematisiert, 23. pe-Tag, Längs-schnitt. Die elastischen Fasern der Kapsel sind nicht eingezeichnet.

Nach MERKEL (1880) gliedert sich der Aussenkolben in eine innere zirkuläre Faserschicht und in eine äussere Längsfaserschicht, bei den Körperchen des Papegeienschnabls fehle aber eine derartige Aufteilung. CLARA (1925) und SCHILDMACHER (1931) übernahmen diese Angabe, ohne sie nachzuprüfen. Im Lamellentheil der Hautkörperchen von *Melopsittacus* sind seit dem 18. pe-Tag wirr verlaufende Fasern zu sehen, die sich bis gegen den 23. pe-Tag in der obgenannten Art und Weise ordnen (Abb. 29).

Kurz nach dem 30. pe-Tag ist die Differenzierung der Herbstschen Körperchen weitgehend abgeschlossen, einzig die Zahl der Lamellenkerne wird in der folgenden Zeit noch reduziert. Beim Adultvogel präsentieren sich dann die Nervenendkörperchen in der in Abb. 30 gezeigten Form.

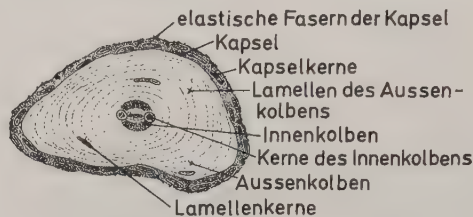


Abb. 30. Herbstsche Körperchen aus dem Unteraugenteil, Altvogel quer.

Im Gegensatz zu den Pacinischen Körperchen entbehren die Herbstschen Körperchen der Blutgefässe, und genau so wenig wurde in ihre Nähe eine besondere Häufung von Kapillaren, wie sie DOGIEL (1910) beschrieb, festgestellt.

2.23 Das von Pennae, Filoplumae und Herbstschen Körperchen gebildete Organsystem und seine Ontogenese

Nicht alle Pennae besitzen Filoplumae und genau so wenig jede Penna und Filopluma Herbstsche Körperchen. Sind aber alle diese Komponenten vorhanden, so bilden sie einen Komplex, der mit Hilfe von elastischem Material aufgebaut wird

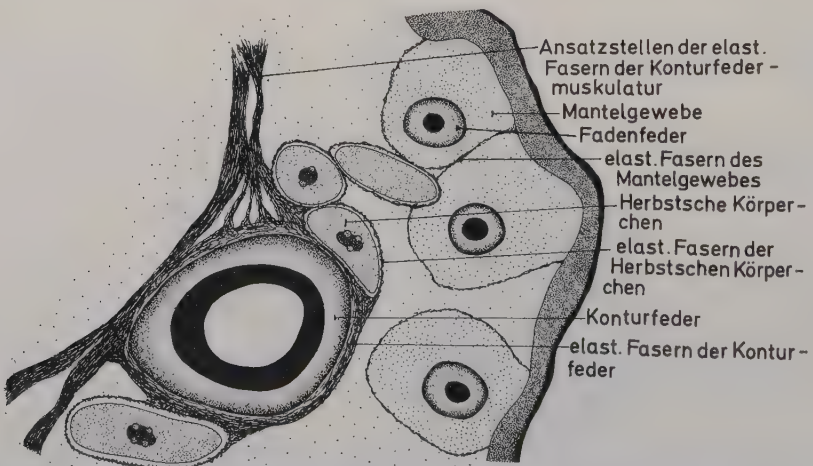


Abb. 31. Pennae, Filoplumae und Herbstsche Körperchen aus dem Unteraugenteil, Schema.

(Abb. 31); die Herbstschen Körperchen der *Filoplumae* können dabei fehlen. Elastische Fasern des die *Filoplumae* und deren Gallertmantel umhüllenden Netzes setzen sich bis in die Kapseln der die *Pennae* begleitenden Nervenendkörperchen fort, wobei auch diese beiden letzteren wieder mittels elastischer Fasern in Verbindung stehen. Die *Plumae* scheinen weder in diesen Komplex einbezogen zu sein, noch mit Hilfe ihrer eigenen *Filoplumae* ein ähnliches System aufzubauen. Wie schon erwähnt, fehlen ihnen ja auch die Herbstschen Körperchen gänzlich. Ob sich diese Tatsache mit ihrer reinen Wärmeschutzfunktion in Zusammenhang bringen lässt, bleibt dahingestellt.

Dass die Entwicklungsgänge der einzelnen Komponenten deutlich aufeinander abgestimmt sind, soll nun am Beispiel der Oberschenkelflur gezeigt werden. Die Tatsache, dass in dieser Flur die *Pennae* beim Embryo durch Nestlingsdunen repräsentiert waren, spielt dabei keine Rolle, denn die Verhältnisse liegen im Unteraugenteil, wo alle *Preapennae* eingesenkt waren, genau gleich. Am 12. pe-Tag haben die Herbstschen Körperchen der *Pennae* ihr Wachstum, das in den letzten Tagen eine enorme Steigerung erfahren hatte, abgeschlossen (Abb. 28 a, b); ihre Differenzierung ist allerdings erst ungefähr am 30. pe-Tag beendet.

Die ersten Konturfedern erscheinen am 10. pe-Tag; am 12. sind alle da. Vom 13.–15. pe-Tag brechen ihre Scheidenspitzen auf; und bis gegen den 32. pe-Tag sind sie ausgewachsen.

Die *Filoplumae* werden vom 13.–15. pe-Tag sichtbar; ihr Wachstum beenden sie am 35. pe-Tag. Zur selben Zeit ist auch ihr gallertiger Gewebemantel fertig differenziert, während die umhüllenden elastischen Fasern schon am 15. pe-Tag ausgebildet waren.

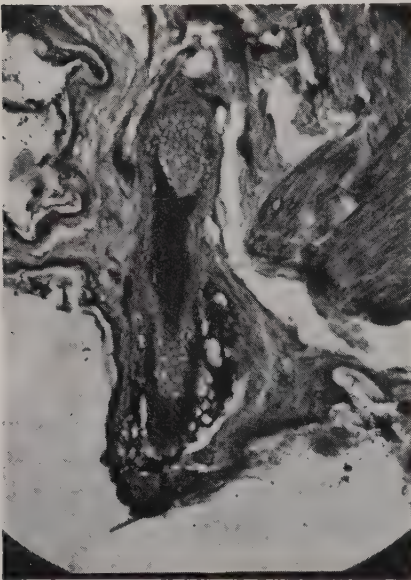
Wenn die Herbstschen Körperchen ihr Wachstum abgeschlossen haben, sind also die zugehörigen Konturfedern über der Hautoberfläche erschienen. Nur wenig später folgen die Fadenfedern, deren Gallertmantel bereits in seinem vollen Umfang von elastischen Fasern umgrenzt ist. Alle diese Organe beenden ihre Differenzierung zwischen dem 30.–35. pe-Tag. Der ganze Komplex dürfte also im Moment, wo der Jungvogel flügge wird, funktionsbereit sein.

2.3 *Histochemische Untersuchung des Mantelgewebes der Filoplumae und der Herbstschen Körperchen*

Bei der Untersuchung der Haut und ihrer Anhanggebilde des adulten *Wellensittichs* mit den herkömmlichen histologischen Methoden wurde offenbar, dass sich das Mantelgewebe der *Filoplumae* und der Aussenkolben der Herbstschen Körperchen in färberischer Hinsicht abweichend von der normalen Cutis verhalten. So lassen sich diese beiden Gewebekomponenten mit Anilinblau oder Naphtholgrün nicht anfärben; Thiazinrot, Lichtgrün oder Benzopurpurin nehmen sie etwas schwächer an als das umgebende Gewebe. Bei der retrospektiven Betrachtung der Histogenese des Gallertmantels zeigte es sich, dass erst vom 3. pe-Tag an, wo, wie schon festgestellt wurde, seine Differenzierung einsetzt, diese färberischen Unterschiede hervortreten beginnen. Von diesem Zeitpunkt an geht die Färbbarkeit mit den genannten Stoffen im gleichen Ausmass verloren, wie sie mit Alcianblau, einem wasserlöslichen Kupfer-Phtalocyanin, zunimmt.

Aus der Färbung mit Toluidinblau resultiert beim Altvogel eine starke γ -metachromatische Reaktion der fraglichen Gewebeelemente, die sich durch eine Rotfärbung manifestiert. Ausser den Thiazinfarbstoffen u. a. reagieren auch die Pseudoisocyanine metachromatisch, d. h., sie ändern ihren Farbton und damit ihre Absorptionsbanden im Spektrum bei der Bindung an ein Substrat. Im letzteren Falle ist die Metachromasie nach SCHAUER und SCHEIBE (1959) auf eine «reversible Polymerisation» des Farbstoffes zurückzuführen, die ausser durch hohe Konzentrationen auch durch ein Substrat mit freien elektronegativen Ladungen in einer gewissen minimalen Dichte begünstigt werden kann. Die metachromatische Anfärbung wird bei der Betrachtung der Präparate im monochromatischen Licht der Wellenlänge, die

a



b

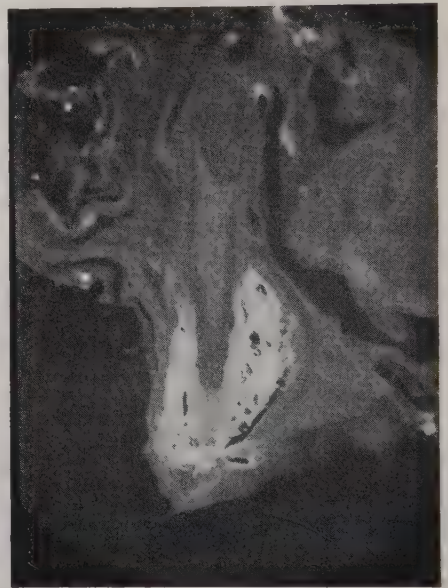


Abb. 32. Fadenfeder mit umhüllendem Mantelgewebe aus dem Unteraugenteil, leicht schiefer Längsschnitt, Vergr. 300 $\times$. Färbung mit N,N'-Diäthylpseudoisocyaninchlorid. a Mit normalem Mischlicht, b mit UV-Licht, Erregerfilter UG 1, UV-Sperrfilter ab 400 nm.

dem Maximum der Absorptionsbande des assoziierten Farbstoffes, hier 578 nm, entspricht, besonders deutlich (SCHAUER und SCHEIBE 1959). Weitaus geringere Menge des polymerisierten Pseudoisocyanins lassen sich aber durch dessen intensive gelbe Sekundärfluoreszenz im ultravioletten Licht nachweisen (STERBA 1961, 1964). Wie die Abb. 32b und 33b erkennen lassen, leuchten das Mantelgewebe der Filoplumae und die Aussenkolben der Herbstschen Körperchen nach der Färbung mit N,N'-Diäthylpseudoisocyaninchlorid im Fluoreszenzmikroskop hell auf. Als Vergleichsmöglichkeit dienen die Abb. 32a und 33a, die dieselben Objekte im normalen Mischlicht zeigen.

Der negative Ausfall der PAS-Reaktion überrascht nicht, denn nach GRAUMANN (1964) verhält sich die Perjodatreaktivität in ihrer Intensität in der Regel gegenläufig zur Metachromasie.

Die Halesche Eisenbindungsreaktion, in der Modifikation nach Müller, fiel für die beiden fraglichen Gewebe positiv aus. Sie beruht auf der Affinität freier saurer Gruppen des Substrats zu Fe^{+3} -Ionen.

Die erhaltenen Resultate all dieser Untersuchungen drängen den Verdacht auf, dass der Gallertmantel der Filoplumae wie die Aussenkolben der Herbstschen Körperchen einen hohen Gehalt an sauren Mucopolysacchariden aufweisen. Dabei darf allerdings nicht übersehen werden, dass die Hale-Methode heute nicht mehr als spezifischer Nachweis für saure Mucopolysaccharide angesehen wird; auch die metachromatische Reaktion des Toluidinblaus lässt sich auf die regelmässige Anordnung verschiedener stark saurer Gruppen in einem bestimmten minimalen Abstand

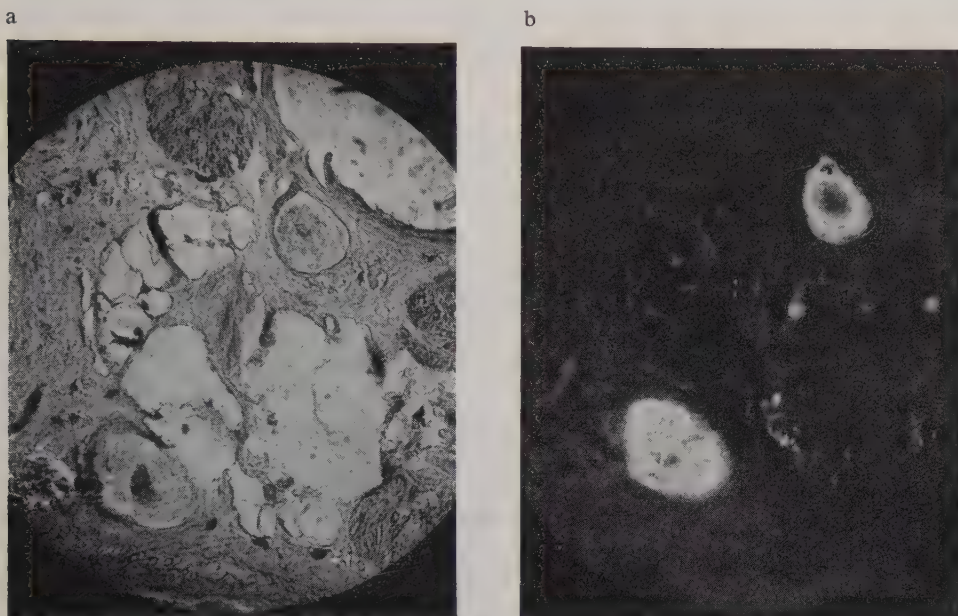


Abb. 33. Herbstsche Körperchen aus dem Unteraugenteil, Querschnitte, Vergr. 300 $\times$. Färbung mit N,N'-Diäthylpseudoisocyaninchlorid. *a* Mit normalem Mischlicht, *b* mit UV-Licht. techn. Daten wie Abb. 33.

voneinander zurückführen. Einzig die Metachromasie und Sekundärfluoreszenz mit Pseudoisocyanin und die Selektivität der Alcianblaufärbung bei pH 2 stellen eine gewisse Gewährleistung für das Vorhandensein saurer Mucopolysaccharide dar, das von den anderen Befunden gestützt wird.

Wohl lassen sich *in vitro* sogar die einzelnen sauren Mucopolysaccharide (Hyaluronsäure, Chondroitinsulfat A, B, C u. a.) mit Hyaluronidasen verschiedener Herkunft identifizieren, aber im Gewebe scheitert ihr Abbau öfters, wenigstens bei den wie üblich fixierten Gewebeschnitten (PEARSE 1961). Da die verschiedenen sauren Mucopolysaccharide ausserdem in den einzelnen Gewebeterritorien in unterschiedlichem Mischungsverhältnis vorkommen, das nach Spezies und Alter variiert (GRAUMANN 1964) und in den fraglichen Fällen unbekannt ist, wurde auf ihren versuchsweisen

Abbau mit Hyaluronidase verzichtet. Der einzige sichere Beweis für ihr Vorhandensein und ihren Charakter lässt sich nur durch ihre Extraktion und Analyse erbringen, die aber im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden können.

2.4 Ergebnisse des histologischen Teiles

Die Filoplumae sind im Schlüpfmoment unter der Haut versenkt. Noch GERBER (1939) dachte, dass sie durch die Einsenkung ihrer Stammfedern in deren Follikel mitgezogen würden. Erst v. PFEFFER (1951, 1952) sah, dass die Fadenfedern völlig selbstständig unter die Hautoberfläche gelangen. Im Gegensatz zu der 1. und 2. Federfolge ist dieser Einsenkungsprozess nicht auf den Schlüpftag abgestimmt, erst gegen den 5. pe-Tag wird eine maximale Einsenkungsstufe erreicht; die beiden Einsenkungstypen können also einander nicht gleichgesetzt werden.

Gestalt und Grösse der den Pennae zugeordneten Filoplumae kann innerhalb einer Flur stark variieren. Dieses Ergebnis unterscheidet sich von dem von v. PFEFFER (1951, 1952), die angibt, dass die Länge der Filoplumae innerhalb einer Flur annähernd konstant sei. Dies trifft nur für die die Dunen begleitenden Fadenfedern zu, welche v. PFEFFER (1951, 1952) bei ihren ausgedehnten Untersuchungen, die sich auch auf *Melopsittacus* erstreckten, allerdings übersehen hatte.

Zwischen dem distalen Abschnitt des Fadenfedernfollikels und dem umhüllenden elastischen Fasernetz ist ein gallertiger Gewebemantel eingeschoben, dessen Struktur an die Whartonsche Sulze des Nabelstranges erinnert. Im Unterschied zu jenem ist aber das Mantelgewebe eine rein postembryonale Bildung, deren Differenzierung einige Tage nach dem Schlüpfen einsetzt und erst mit dem Abschluss der Filoplumae-Entwicklung beendet wird. In diesem Zusammenhang muss an die Arbeit KÜSTERS (1905) erinnert werden, in der er ein besonders differenziertes Gewebe beschreibt, in das die Tastfedern eingebettet seien. Dieser Schwellkörper, dessen venöse Maschenräume unter gewissen Bedingungen mit Blut gefüllt werden können, tritt ebenfalls erst mit dem in die Tiefe wachsenden Federkeim auf und schliesst seine Entwicklung mit dem Auftreten der ausgebildeten Feder ab. Leider genügt dieser Hinweis von KÜSTER (1905) nicht für einen Vergleich mit *Melopsittacus*; doch bleibt von Interesse, dass ausser den Filoplumae noch andere Federtypen von speziell differenziertem und erst recht spät in der Entwicklungszeit ausdifferenziertem Gewebe umgeben sind.

Wie gesagt, stehen die Pennae in direkter Beziehung zu den Herbstschen Körperchen (WILL 1850, SCHILDMACHER 1931), während bei den Filoplumae das Mantelgewebe zwischen sie und die Feder eingeschaltet wird. Da die Herbstschen Körperchen schon zu Beginn ihrer Ontogenese, wenn das Mantelgewebe sich histologisch noch nicht vom Corium unterscheidet, an dessen späterer Peripherie gelegen sind, dürfte der Gallertmantel als ein Teilstück der Filopluma zu betrachten sein. Diese Ansicht wird gestützt durch die Tatsache, dass der ganze Komplex, und nicht nur die Feder allein, wie es bei den Pennae der Fall ist, von elastischen Fasern eingehüllt wird, Mantel und Filopluma also auch in dieser Hinsicht eine Einheit bilden.

Fadenfeder, Mantelgewebe und Herbstsche Körperchen bilden die eine Komponente eines Organsystems, das mit Hilfe von elastischem Material aus Penna, ihren Herbstschen Körperchen und den vergesellschafteten Filoplumae aufgebaut wird.

Eine auffallende Häufung solcher Strukturkomplexe ist in den erogenen Zonen von *Melopsittacus*, also dem Unteraugen- und Kehlteil, an den Ellbogengelenken wie dem caudalen Abschnitt der hinteren Rückenflur festzustellen.

Über die Funktion des ganzen Komplexes kann vorläufig nichts ausgesagt werden, obwohl die Annahme nicht von der Hand zu weisen ist, dass er mit der Perzeption von Druckreizen in Zusammenhang steht. LOEWENSTEIN und MENDELSON (1965) zeigten für die Pacinischen Körperchen aus dem Katzenmesenterium, dass ihr Lamellenteil für eine normale Druckperzeption notwendig ist. Da nun auch den Filoplumae eine Aufnahme und Übermittlung von Druckreizen zugeschrieben wird (v. PFEFFER 1952), Mantelgewebe und Lamellenteil der Herbstschen Körperchen einen hohen Gehalt an sauren Mucopolysacchariden aufweisen, eine ähnliche Entwicklung durchlaufen und zum gleichen Zeitpunkt ausdifferenziert sind, wäre es denkbar, dass der Gallertmantel der Filoplumae eine dem lamellären Teil der Nervenendkörperchen analoge Funktion zu erfüllen hat.

LITERATURVERZEICHNIS

- ABRAHAM KARL (1901): *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs*. Anat. Hefte 17/3–4, 591–669.
- BARGMANN W. (1962): *Histologische und mikroskopische Anatomie des Menschen*. 4. Aufl. Stuttgart.
- BREHM A. (1926): *Tierleben. Vögel*. 4. Aufl. Leipzig und Wien.
- BROCKWAY BARBARA (1964): *Ethological Studies of the Budgerigar (Melops. und.) Non-reproductive Behavior*. Behaviour 22/3–4, 193–222.
- BROMAN IVAR (1941): *Über die Entstehung der Embryonaldunen*. Gegenbaurs. morph. Jb. 86, 141–217.
- BURCKHARDT DIETER (1954): *Beitrag zur embryonalen Pterylose einiger Nesthocker*. Inaugural-Diss. Revue suisse Zool. 61, 551–633.
- CAUNA N. (1956): *Structure and Origin of the Capsule of Meissner's Corpuscle*. Anat. rec. 124, 77–87.
- CAUNA N., MANNAN G. (1958): *The Structure of Human Digital Pacinian Corpuscles and Its Functional Significance*. J. Anat. 92, 1–20.
- CAUNA N., MANNAN G. (1959): *Development and Postnatal Changes of Digital Pacinian Corpuscles in the Human Hand*. J. Anat. 93, 271–286.
- CHANDLER ASA (1916): *A Study of the Structure of Feathers, with Reference to Their Taxonomic Significance*. Univ. Calif. Publis Zool. 13, 243–446.
- CLARA MAX (1925): *Über den Bau des Schnabels der Waldschnepfe*. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 3, 1–108.
- DOGIEL AS (1910): *Zur Frage über den Bau der Kapseln der Vater-Pacinischen und Herbstschen Körperchen und über das Verhalten der Blutgefäße zu denselben*. Folia neuro-biol. 4, 218–241.
- EWART J. COSSAR (1921): *The Nestling Feathers of the Mallard with Observations on the Composition, Origin and History of Feathers*. Proc. Zool. Soc. Lond. 609–642.
- FEHRINGER OTTO (1912): *Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, insbesondere der Fadenfedern*. Zool. Jb., Abt. Syst. 33/1, 213–248.
- GADOW HANS (1893): *Vögel*. In BRONNS: *Klassen und Ordnungen des Tierreiches*. Bd. 6, Abt. 4. Leipzig.
- GERBER ALCIDE (1939): *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae*. Revue suisse Zool. 46, 161–324.
- GRAUMANN WALTHER (1964) *Polysaccharide*. In: *Handbuch der Histochemie*, Bd. 2, 2. Teil. Stuttgart.
- HEINROTH O. (1931): *Die Mauser*. Proc. 7th Int. Orn. Congress Amsterdam.
- HEMPEL MAX (1931): *Die Abhängigkeit der Federstruktur von der Körperregion, untersucht an Xanthoholaema rubricapilla*. Jena. Z. Naturw. 65, 659–737.
- HOLMES ANNE (1935): *The Pattern and Symmetry of Adult Plumage Units in Relation to the Order and Locus of Origin of the Embryonic Feather Papillae*. Am. J. Anat. 56, 513–537.
- KLEE ROB. (1886): *Bau und Entwicklung der Feder*. Z. Naturw. 59, 110–156.

- KOECKE H. U., KUHN O. (1962): *Die embryonale Pterylose und ihre entwicklungsphysiologischen Vorbedingungen bei der Hausente (Anas boschas dom.)*. Z. Morph. Ökol. Tiere 50, 651–686.
- KUHN O., HESSE R. (1957): *Die postembryonale Pterylose bei Taubenrassen verschiedener Größe*. Z. Morph. Ökol. Tiere 45, 616–655.
- KÜSTER ERNST (1905): *Die Innervation und Entwicklung der Tastfeder*. Gegenbaurs. morph. Jb. 34, 126–148.
- LOEWENSTEIN, MENDELSON (1965): *Components of Receptoradaptation in a Pacinian Corpuscle*. J. Physiol. 177, 377–397.
- MAILLARD JOSEPH (1948): *Recherches embryologiques sur Catharacta Skua Brünn*. Revue suisse Zool. 55, 1–114.
- MEIJERE J. C. H. DE (1895): *Über die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung*. Morph. Jb. 23, 562–591.
- MERKEL FR. (1880): *Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut*. Rostock.
- MICHAELIS HANS (1962): *Der Wellensittich*. Neue Brehmbücherei. Willenberg-Lutherstadt.
- MICHAÏLOW SERGIUS (1909): *Die Struktur der typischen Vater-Pacinschen Körperchen und ihre physiologische Bedeutung*. Folia neuro-biol. 2, 603–624.
- NITZSCH CH. L. (1840): *System der Pterylographie*. Halle.
- PEARSE A. G. EVERSON (1961): *Histochemistry*. 2. ed. Boston.
- PEASE, QUILLIAM (1957): *Electron Microscopy of the Pacinian Corpuscle*. J. biophys. biochem. Cytol. 3, 331–342.
- PFEFFER KUNIGUNDE VON (1951): *Untersuchungen zur Morphologie und Entwicklung der Fadenfedern*. Inaugural-Diss. München.
- PFEFFER KUNIGUNDE VON (1952): *Untersuchungen zur Morphologie und Entwicklung der Fadenfedern*. Zool. Jb. Anat. 72, 67–100.
- PORTMANN A. (1935): *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta biother. [A] 1–3, 59–90.
- PORTMANN A. (1938): *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I: Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel*. Revue suisse Zool. 45, 273–348.
- SCHAUER A., SCHEIBE G. (1958): *Über die Verwendung der reversibel polymeren Metachromasie von Pseudoisocyaninen zur Gewebefärbung*. Z. Zellforsch. Anat., Abt. Histochem. 1, 190–195.
- SCHILDMACHER HANS (1931): *Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen*. J. Ornith. 79, 374–415.
- SCHUMACHER S. v. (1911): *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Lamellenkörperchen*. Arch. mikrosk. Anat. 77, 157–193.
- SENGEL P., KIENY M. (1963): *Morphologie expérimentale sur le rôle des organes axiaux dans la différenciation de la ptérylie spinale de l'embryo de poulet*. C. r. Acad. Sci. 256, 774–777.
- STEINER HANS (1918): *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels*. Jena. Z. Naturw. 55, 221–496.
- STERBA G. (1961): *Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Neurosekretion beim Bachneunauge (Lampetra Planeri Bloch)*. Z. Zellforsch. 55, 763–789.
- STERBA G. (1964): *Grundlagen des histochemischen und biochemischen Nachweises von Neurosekret (= Trägerprotein der Oxytozine) mit Pseudoisocyaninen*. Acta histochem. 17, 268–292.
- STRESEMANN ERWIN (1927–34): *Aves*. In: KÜCKENTHAL-KRUMBACH. Handb. Zool. 7, 2. Hälfte. Berlin und Leipzig.
- SUNDEVALL C. J. (1843): *Über die Flügel der Vögel*. In STEINER H. (1918): Jena. Z. Naturw. 55, 221–496.
- WILL J. G. (1850): *Einige Bemerkungen über die Vaterschen Körperchen der Vögel*. Sber. K. Akad. Wiss. 4, 213–225.
- WRAY R. S. (1887): *On Some Points in the Morphology of the Wings of the Birds*. In STEINER H. (1918) Jena. Z. Naturw. 55, 221–496.

Curriculum vitae

Als Tochter des Robert Benjamin Golliez†, Bankkaufmann, von Basel und Payerne VD und seiner Gattin Rosa, geb. Bauhart, wurde ich ROSE EMMA ELISABETH GOLLIEZ am 1. September 1939 in Basel geboren. Ich besuchte hier die Primar- und Mittelschule. Im Frühjahr 1959 erhielt ich das Maturitätszeugnis der Realabteilung des Mädchengymnasiums. An der Universität Basel immatrikuliert, studierte ich Zoologie als Hauptfach; in Botanik, Chemie und Bakteriologie-Hygiene legte ich die Nebenfachprüfungen ab.

Ich besuchte Vorlesungen und Kurse bei den folgenden Herren Professoren und Dozenten: H. Dahn, H. Erlenmeyer, S. Fallab, E. Flückiger, T. Freyvogel, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, E. Handschin, E. Lang, H. Löffler, M. Monnier, H. Nüesch, A. Portmann, R. Schenkel, W. Stingelin, J. Tomcsik, H. Wirz, G. Wolf-Heidegger.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

